Miller | Harley

# Zoologie

Traduction de Jean-Pierre Cornec







de boeck



# Zoologie

## Chez le même éditeur

BERG, L., HASSENZAHL, D., & RAVEN, P. Environnement.

BERTHET, J. Dictionnaire de biologie.

CAIN, M., DAMMAN, H., LUE, R., & YOON, C. K. Découvrir la biologie.

FORÊT, R. Dico de Bio. 3e éd.

GAUTHIER-CLERC, M. Sciences de la conservation.

GILLES, R., ANCTIL, M., PLUMIER, J.-C., BAGUET, F., CHARMANTIER, G., GILLES Jr, R., . . . SÉBERT, P. Physiologie animale.

HILBER, P. Physiologie animale.

RAVEN, P., JOHNSON, G., MASON, K., LOSOS, J., & SINGER, S. Biologie. 3e éd.

TANZARELLA, S. Perception et communication chez les animaux.

TAUTZ, J. L'étonnante abeille.

Stephen A. Miller | John P. Harley

# Zoologie

Traduction de la 9e édition américaine de Jean-Pierre Cornec

de boeck

**Ouvrage original**

Miller S.A. et Harley J.P., ***Zoology***, 9th edition, Published by McGraw-Hill, New York. 

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine de spécialisation, consultez notre site web : **www.deboecksuperieur.com**


Fond Jean Pâques, 4, 1348 Louvain-la-Neuve



Imprimé en *Italie*

Dépôt légal :
Bibliothèque nationale, Paris : juin 2015
Bibliothèque royale de Belgique, Bruxelles : 2015/0074/098

ISBN 978-2-8041-8816-0

# SOMMAIRE

# TABLE DES MATIÈRES

## CHAPITRE 7



## CHAPITRE 8



## CHAPITRE 9



## CHAPITRE 10



## CHAPITRE 11



## CHAPITRE 12



## CHAPITRE 13

## CHAPITRE 20

### REPTILES : AMNIOTES DIAPSIDES NON AVIAIRES 351



## CHAPITRE 21

### OISEAUX : REPTILES SOUS UN AUTRE NOM 368



## CHAPITRE 22

### MAMMIFÈRES : AMNIOTES SYNAPSIDES 387



## CHAPITRE 23

### PROTECTION, SUPPORT, ET MOUVEMENT 413



## CHAPITRE 24

### COMMUNICATION I : SYSTÈMES NERVEUX ET SENSORIEL 433



## CHAPITRE 25

### COMMUNICATION II : LE SYSTÈME ENDOCRINE ET LES MESSAGERS CHIMIQUES 461



## CHAPITRE 26

### CIRCULATION ET ÉCHANGE DES GAZ 481

## CHAPITRE 27



## CHAPITRE 28



## CHAPITRE 29

# AVANT-PROPOS

La rédaction de la neuvième édition de *Zoologie* prend en compte de manière minutieuse les éditions précédentes et les caractéristiques qui ont contribué à la compréhension de la zoologie en tant que domaine scientifique dynamique et passionnant. Chaque paragraphe a bénéficié d'un examen méticuleux. De nombreuses illustrations ont été retouchées et approximativement 45 d'entre elles ont été entièrement redessinées ou en grande partie révisées. Nous avons inclus 20 nouvelles photographies qui rajoutent une dimension informative et plastique. Cette édition de *Zoologie* est à la fois de taille idéale à la manipulation, très lisible par son style chaleureux et instructif ainsi que par ses reportages modernes qui ont attiré de nombreux enseignants et inspiré plusieurs zoologistes en herbe.

Nous sommes convaincus que ce livre n'a de valeur que s'il est lu et en ce sens, les journalistes et universitaires nous ont rapporté qu'il est réellement lu par les étudiants. Ce livre a une longue histoire depuis son premier jet paru en 1986. Nous sommes honorés qu'il ait une durée de vie qui s'étend aujourd'hui à sa neuvième édition. Plus important encore, nous sommes fiers d'avoir joué un rôle dans la transmission d'une science que nous aimons, non seulement auprès des étudiants que nous avons connus personnellement, mais également envers tous ceux que nous ne rencontrerons jamais. Nous avons entrepris la révision de cette neuvième édition avec un sentiment de responsabilité et de privilège en terme d'intégrité des contenus pour les enseignants et les générations de futurs zoologistes, responsables de réserves naturelles, écologistes et autres scientifiques de la vie.

## CONTENU ET ORGANISATION

### Une nouvelle pédagogie : Compétences à acquérir et esprit critique intégrés

Des collèges et universités à travers le pays souhaitent pouvoir identifier les compétences acquises, les résultats de l'enseignement, au travers de divers instruments d'évaluation. Les compétences à acquérir, c'est-à-dire le savoir à atteindre, sont conçues pour guider les étudiants dans une compréhension minimale des connaissances qu'ils sont sensés assimiler dans des unités d'études diverses. Pour aider les enseignants dans cette tâche, la neuvième édition de *Zoologie* précise les **compétences à acquérir** pour chaque section majeure des différents chapitres. Les **synthèses** rédigées à la fin de chaque section reprennent les concepts importants que les étudiants viennent d'aborder. Une question à la fin des **synthèses** requiert que l'étudiant pose une réflexion critique sur ce qu'il vient de lire et d'apprendre.

Les **questions d'analyse et d'application,** clôturant chaque chapitre dans les éditions précédentes, ont soigneusement été révisées et, dans certains cas, entièrement revues. Ces questions ont pour objectif de permettre aux étudiants de réfléchir et appliquer les concepts présentés dans chaque chapitre. Les auteurs ont fourni une sélection de réponses possibles.

### Nouveaux atouts numériques et médias intégrés

Une nouvelle caractéristique de la neuvième édition de *Zoologie* est sa dimension connectée au travers des divers outils numériques développés et accessibles via le site web **Connect Zoology**, qui permet une meilleure intégration d'éléments d'animation, de vidéos et d'audio. Plusieurs sections au sein des chapitres sont connectées à des animations représentant les processus biologiques, des fichiers MP3 et des vidéos du National Geographic and ScienCentral. Cette intégration de médias est indiquée dans le texte par les icônes ci-dessous. Ces médias sont également disponibles via le site web du livre.

**Fichiers MP3.** Ces fichiers courts, de trois à cinq minutes, servent de révision pour certaines sections du livre et aident les étudiants à la prononciation de termes scientifiques et de processus.

**Animations.** Les auteurs ont choisi des animations de la bibliothèque d'animation de McGraw-Hill qui permettront aux étudiants de mieux comprendre le matériel de chacun des chapitres.

**Vidéos.** Deux types de vidéos ont été intégrés dans certaines sections de cette édition de *Zoologie*. Les vidéos courtes de ScienCentral illustrent plus particulièrement des avancées récentes en sciences biologiques. Les vidéos du National Geographic fournissent aux étudiants une vue d'ensemble de la complexité de divers processus de vie, qui ne serait pas possible en situation ordinaire d'enseignement en classe.

Nous avons maintenu, depuis le début de la rédaction de ce texte, les perspectives d'évolution et d'écologie qui captivent les étudiants et sont des éléments fondamentaux dans la compréhension des principes d'unification de la zoologie. Par exemple, les fonctions et structures animales sont considérées dans leur environnement, le phylum animal est représenté dans le contexte de son rôle dans l'écosystème et la plupart des « Alertes sur la vie sauvage », qui sont apparues dans les quatre premières éditions, augmentées dans les cinquième et sixième éditions, ont été retenues et mises à jour en raison d'une évolution du statut des animaux étudiés. Ces encadrés font état de la situation critique de certaines espèces animales et plus largement des problèmes liés à la préservation de nombreuses espèces animales.

Nous croyons que la neuvième édition de *Zoologie* présente l'évolution comme terrain d'étude excitant et dynamique – fondamental à la compréhension de la biologie de manière globale. De plus, les attaques pseudo-scientifiques incessantes et croissantes envers la biologie ont rendu nécessaire une présentation claire et convaincante des concepts d'évolution dans les programmes d'études en biologie.

Pour expliquer davantage et étayer les concepts d'évolution, un second ensemble de textes encadrés (en plus des « Alertes sur la vie sauvage »), intitulé « Aperçus évolutifs », a été ajouté dès la sixième édition et est enrichi dans cette nouvelle édition. Ces encadrés présentent des exemples détaillés de principes couverts dans

un chapitre et procurent un aperçu de la manière dont la biologie évolutive fonctionne. Par exemple, le Chapitre 4 inclut un texte sur la biogéographie des « grands félins » qui montre comment différentes sources de preuves sont utilisées pour dépeindre l'histoire d'un groupe animalier. Le Chapitre 5 renferme un texte sur la spéciation des pinsons de Darwin qui illustre comment et pourquoi la spéciation a eu lieu. Le Chapitre 18 propose un texte sur l'évolution des membres de vertébrés et le Chapitre 25 un texte sur l'évolution des récepteurs d'hormones. D'autres écrits traitent de l'origine des animaux et des débats qui ont lieu entre taxonomistes sur les relations évolutives au sein des groupes d'animaux, sur l'évolution des systèmes d'organes. D'autres éléments pédagogiques destinés à renforcer les concepts évolutifs ont été retenus. Ils comprennent « la perspective évolutive » et « les considérations phylogénétiques supplémentaires » qui, respectivement, débutent et terminent les chapitres relatifs aux groupes d'animaux.

Les utilisateurs remarqueront que cette neuvième édition inclut des réactualisations sur la nature des relations phylogénétiques, certaines majeures, d'autres mineures. Les nouvelles hypothèses sont illustrées par des cladogrammes et explicitées dans le texte. Les Protistes, Plat(y)helminthes, Annélides, Arthropodes, Echinodermes, Hémichordés et Vertébrés nécessitaient des remises à jour en matière de description phylogénétique. Au fur et à mesure que les étudiants s'instruisent et se forment, ils doivent pouvoir apprécier la vivacité et la dynamique du domaine de la phylogénie.

Les concepts écologiques sont soulignés dans les deux premières sections du livre. Non seulement les statistiques des populations humaines et des espèces en danger sont actualisées, mais la couverture des problèmes écologiques a été intégralement réécrite. Nous avons inclus l'évaluation de huit processus environnementaux critiques : perte de biodiversité, cycle de l'azote, cycle du phosphore, changement de climat, utilisation des terres, acidification des océans, utilisation de l'eau douce et diminution de la couche d'ozone. On fournit aux étudiants des aides pratiques pour qu'ils puissent réduire les problèmes écologiques auxquels nous faisons face. Les étudiants qui lisent et étudient ce manuel devraient ainsi acquérir une connaissance accrue des principes écologiques et comprendre pourquoi l'ignorance humaine et des valeurs mal hiérarchisées ont eu des effets désastreux sur notre environnement et sur certains groupes animaux en particulier. Une section entière du Chapitre 19 est consacrée aux « Amphibiens en péril ».

De manière à faire comprendre aux étudiants que la science est un processus et pas uniquement un ensemble de faits, les encarts « Comment savons-nous » sont rédigés pour présenter des résultats de recherche qui jettent un regard sur les processus biologiques. Par exemple, au Chapitre 3, l'encart intitulé « Comment connaissons-nous la fonction des gènes ? – Le criblage des mutations » expose comment les biologistes utilisent les mutations comme outils d'investigation de la fonction des gènes. Au Chapitre 14 un encart s'intitule « Que savons-nous sur la soie des araignées ? ». Il décrit les méthodes utilisées pour mesurer la résistance à la traction et l'élasticité de la soie d'araignée ainsi que les usages potentiels de la soie synthétique. Les textes en encarts dans chaque chapitre sont listés selon l'ordre de la table des matières.

*Zoologie* est organisé en trois parties. La première partie couvre les processus généraux de la vie, avec la structure et la fonction de la cellule et des tissus, les bases génétiques de l'évolution génétique, ainsi que les grands principes écologiques et évolutifs qui font l'unité de la vie.

La deuxième partie est une étude des protistes et des animaux, mettant l'accent sur les relations évolutives et écologiques, les aspects de l'organisation animale qui unissent les phyla majeurs et les adaptations des animaux. Tous les chapitres de la deuxième partie ont été revus. La présentation des principes taxonomiques du Chapitre 7 et des relations taxonomiques des Chapitres 8 à 22 a été soigneusement révisée et incorporent quelques-uns des changements les plus excitants intervenus dans ce domaine. Certains de ces changements sont listés dans « Nouveautés de la neuvième édition ». Des cladogrammes ont été mis à jour et, tout comme dans les éditions précédentes, des illustrations en quadrichromie, des photographies et des listes de caractéristiques ont été utilisées pour enrichir la présentation de chaque phylum.

La troisième partie concerne les formes animales et les fonctions envisagées sous l'angle de la méthode comparative. Cette approche inclut des descriptions et des images en quadrichromie illustrant les changements évolutifs de certains systèmes organiques. Dans cette troisième partie les informations concernant les invertébrés et les vertébrés sont équitablement réparties.

## NOUVEAUTÉS DE LA NEUVIÈME ÉDITION

Tout comme les précédentes révisions de *Zoologie*, l'objectif de cette nouvelle édition est une présentation claire et précise des concepts évolutifs et écologiques, usant d'exemples provenant de la littérature contemporaine, les plus convaincants possibles et faisant état des nouvelles découvertes dans le champ excitant et dynamique de la zoologie. Dans cette version révisée, nous avons adopté une position classique et contemporaine à la fois concernant la taxonomie et l'interprétation traditionnelle des données zoologiques. Dans cette édition les ajouts majeurs sont les suivants :

- Les cladogrammes ont été mis à jour dans tous les chapitres de la deuxième partie de l'ouvrage.
- Une nouvelle pédagogie incluant des « compétences à acquérir » et des « synthèses » ainsi que l'intégration de nouveaux médias listés précédemment.
- Des réponses pour toutes les activités de révision et des questions sur les « compétences à acquérir », sur les concepts et sur « l'analyse et l'application ».
- Tous les chapitres et encadrés ont été minutieusement relus par des lecteurs extérieurs et les auteurs. Les mises à jour incluent des changements mineurs dans la forme, les images, les photographies, les contenus et la pédagogie. Les changements par chapitre sont listés ci-après.
    - **Chapitre 1 (Zoologie : une perspective évolutive et écologique).** Les statistiques des populations ont été mises à jour dans section sur les problèmes écologiques.
    - **Chapitre 2 (Cellules, tissus, organes et systèmes d'organes des animaux).** Les différents organites ont été soumis à un codage couleur pour assurer une uniformité dans le chapitre.
    - **Chapitre 3 (Division cellulaire et hérédité).** Des schémas ont été retracés pour mieux illustrer les concepts reliés à la compaction de la chromatine dans les chromosomes, la structure du chromosome, la synapsis et le crossing-over.
    - **Chapitre 4 (Évolution : histoire et preuve).** Les informations sur les gènes Hox ont été réactualisées.

- **Chapitre 5 (Évolution et Fréquences des gènes).** La discussion sur le concept phylogénétique de l'espèce est maintenant incluse dans les Chapitres 5 et 7 afin de souligner l'importance de cet aspect dans la définition de l'espèce. De l'information et des exemples supplémentaires relatifs à la vitesse et aux taux d'évolution ont été rajoutés. Des détails sur l'utilité des données moléculaires pour la compréhension des relations évolutives ont été fournis.
- **Chapitre 6 (Écologie : préservation du règne animal).** De nouvelles données viennent clarifier les concepts de niche et de répartition des niches. La section sur les problèmes écologiques a été entièrement réécrite. Elle inclut des statistiques réactualisées sur la population et une évaluation des conditions de huit processus environnementaux critiques : perte de biodiversité, cycle de l'azote, cycle du phosphore, changement de climat, utilisation des terres, acidification des océans, utilisation de l'eau douce et déplétion en ozone.
- **Chapitre 7 (Classification animale, phylogénie et organisation).** La hiérarchie de la classification traditionnelle est incluse. Les concepts de transferts horizontaux et verticaux de gènes et les implications des transferts horizontaux dans l'évolution des formes de vie primitives sont présentés. La Figure 7.2 est reprise pour montrer le transfert horizontal de gène.
- **Chapitre 8 (Protistes ressemblant à des animaux : les protozoaires).** La classification des protozoaires a été réactualisée d'après les récentes données phylogénétiques exposées dans le numéro de *Systematic Biology*. Le schéma du cycle de vie de *Plasmodium* a été entièrement refait afin d'être plus clair et coloré en respectant les phases de schizogonie et de gamétogonie. La conjugaison de *Paramecium* est détaillée avec une nouvelle illustration. Une tentative de phylogénie des eucaryotes positionnant les protistes et basée sur l'ARNr 18S est proposée en tenant compte des données moléculaires récentes.
- **Chapitre 9 (Organisation multicellulaire au niveau des tissus).** Les informations sur les origines des animaux sont mises à jour. L'histoire de la vie multicellulaire a été tracée entre 800 et 1 000 mya. Le cladogramme illustrant les relations entre Cnidaires est réactualisé.
- **Chapitre 10 (Le plan d'organisation triploblastique acoelomate).** Dans ce chapitre, l'importance des relations évolutives et les controverses concernant le phylum principal (Platyhelminthes) par rapport à d'autres phyla sont soulignées. En plus des données morphologiques, une nouvelle synthèse de la phylogénie animale utilisant les séquences d'ARNr et concernant les trois clades majeurs d'animaux à symétrie bilatérale a été proposée.
- **Chapitre 11 (Le succès des Mollusques).** L'illustration de ce chapitre a été largement reprise. Il y a 16 dessins nouveaux ou révisés et des photographies nouvelles. La taxonomie et la discussion des relations phylogénétiques ont été mises à jour.
- **Chapitre 12 (Les annélides : l'organisation métamérique du corps).** La taxonomie des annélides continue à être problématique. Les controverses concernent l'utilisation du terme Polychètes comme nom de classe et l'intégration des Sipuncles, Siboglinides et Echiuriens dans le phylum. Elles sont discutées comme un exemple des débats qui animent le domaine de la phylogénétique.
- **Chapitre 13 (Le plan d'organisation pseudocoelomate : les phyla d'aschelminthes lophotrochozoaires et ecdysosoaires).** Comme le ver du cœur du chien (*Dirofilaria immitis)* est la filaire la plus commune aux États-Unis, une photographie d'un cœur de chien infecté et plein de vers ouvre le chapitre.
- **Chapitre 14 (Les arthropodes : modèles de réussite).** Les illustrations de ce chapitre ont été largement révisées et incluent de nouvelles photographies.
- **Chapitre 15 (Hexapodes et myriapodes : le triomphe de la vie terrestre).** De nouvelles informations de phylogénie moléculaire ont été ajoutées alimentant le débat sur des liens possibles entre Crustacés et Hexapodes, et sur le terme « pancrustacé » pour désigner le clade Hexapodes / Crustacés. La Figure 15.19 a été redessinée pour refléter cette relation.
- **Chapitre 16 (Les échinodermes).** L'information phylogénétique et le cladogramme des échinodermes (Figure 16.16) ont été réactualisés.
- **Chapitre 17 (Hémichordés et chordés invertébrés).** La phylogénie Hémichordés / Chordés a été réactualisée. Le terme « Ambulacraires » est introduit pour signifier les liens étroits qui ont été récemment révélés entre les Echinodermes et les Hémichordés. Le cladogramme des chordés de la Figure 17.10 a été redessiné pour tenir compte de cette nouvelle information. La glande endostyle / thyroïde est maintenant considérée comme cinquième caractéristique unique des chordés. Les illustrations de ce chapitre ont fait l'objet de retouches significatives.
- **Chapitre 18 (Les poissons : le succès des vertébrés dans l'eau).** Une discussion sur les tétrapodes comme membres du taxon des sarcoptérygiens est exposée et le cladogramme de la Figure 18.2 a été redessiné afin de refléter la monophylie de ce lignage. Le terme Ostéichthyen a été abandonné comme nom de classe et n'est plus utilisé pour désigner un poisson osseux. La discussion sur la transition de la mer à la terre des tétradopomorphes sarcoptérygiens a été réactualisée incluant une nouvelle figure du « fishapod » *Tiktaalik*.
- **Chapitre 19 (Amphibiens : les premiers vertébrés terrestres).** La Figure 19.3 a été retracée de manière à bien faire la distinction entre les « tétrapodes souches », les tétrapodes, les Temnospondylés et les Lissamphibiens. Le texte explique la signification de ces termes. La couverture des ordres d'amphibien a été réorganisée pour mieux refléter les relations entre Lissamphibiens.
- **Chapitre 20 (Reptiles : amniotes diapsides non aviaires).** Des détails ont été ajoutés sur la cinétique du crâne des membres de l'ordre des Squamates. Les sous-ordres des squamates ont été revus.
- **Chapitre 21 (Oiseaux : reptiles sous un autre nom).** La classification à l'échelle des ordres a été complétée. Une discussion sur la migration des oiseaux a été ajoutée.
- **Chapitre 22 (Mammifères : amniotes synapsides).** De récentes informations provenant de données moléculaires, morphologiques, et biogéologiques redéfinissent la taxonomie des euthériens. Elles sont incorporées dans le texte et dans la figure 22.3. La dentition et l'hibernation des mammifères sont traitées différemment. La taxonomie des Hominines a été remise à jour.

- **Chapitre 23 (Protection, support et mouvement).** La section traitant des contraintes qu'un exosquelette impose aux invertébrés terrestres a été augmentée.
- **Chapitre 24 (Communication I : systèmes nerveux et sensoriel).** De nouvelles illustrations sur les types de neurones et la transmission des impulsions électriques au niveau des synapses dans le système nerveux central et périphérique des vertébrés sont proposées de manière à mieux clarifier le flux de l'information électrique et chimique.
- **Chapitre 25 (Communication II : le système endocrinien et les messagers chimiques)** Les légendes des figures ont été complétées pour offrir davantage de détails. Le plan du chapitre a été modifié afin que les informations circulent plus facilement et soient mieux réparties. La terminologie la plus récente de la *Société d'endocrinologie* a été utilisée pour les différentes hormones.
- **Chapitre 26 (Circulation et échanges de gaz).** Ce chapitre est conséquent car il traite l'anatomie comparée et la physiologie des systèmes circulatoire et respiratoire. Le contenu du chapitre et son plan ont été entièrement réorganisés afin que l'ensemble soit plus fluide et réparti de façon équilibrée.
- **Chapitre 27 (Nutrition et digestion).** De la couleur a été rajoutée aux figures relatives aux dentures pour différencier les différents types de dents : incisives, canines, prémolaires et molaires. De nouvelles figures sur les mammifères non ruminants et le caecum allongé des herbivores non ruminants ont été incluses.
- **Chapitre 28 (Régulation de la température et du fluide corporel).** Les différents diagrammes de flux mettant en jeu des feedback positifs et négatifs ont été colorés pour plus de précision. Une nouvelle section et des figures sur la façon dont les oiseaux marins éliminent l'excès de sel de leur régime alimentaire sont proposées.
- **Chapitre 29 (Reproduction et développement).** Une nouvelle photographie et une discussion complètent les modalités de l'accouplement des vers de terre hermaphrodites. L'évolution de la fécondation interne et de la naissance a été réactualisée à partir des analyses phylogénétiques réalisées des poissons aux mammifères placentaires. Une nouvelle figure illustre cette évolution. Les diagrammes relatifs au contrôle par feedback positif et négatif des hormones impliquées dans la reproduction chez l'homme et la femme ont été retracés pour davantage de clarté.

## REMERCIEMENTS

Nous souhaitons remercier les lecteurs qui ont assuré une analyse détaillée du texte pendant sa rédaction. Ils ont réussi à conjuguer leur planning d'enseignement et de recherche avec la lecture de ce manuscrit et ont prodigué des conseils qui ont largement contribué à l'amélioration de cette neuvième édition.

## LECTEURS

Donald Dorfman, *Monmouth University*
Michelle Michalski, *University of Wisconsin / Oshkosh*
James Novak, *Eastern Illinois University*
Stephen Sumithran, *Eastern Kentucky University*
Leslie Kelso Winemiller, *Texas A et M University*

La publication d'un manuel requiert les efforts et l'énergie de nombreuses personnes. Nous sommes reconnaissants du travail de nos collègues chez McGraw-Hill, qui ont montré à la fois une patience extraordinaire, des compétences indiscutables et un engagement certain dans la rédaction de ce manuel : Rebecca Olson, notre Sponsoring Editor, a aidé à la mise en forme de *Zoologie* dès ses débuts. Sa sagesse et son savoir-faire sont avérés dans cette neuvième édition. Wendy Langerud, Developmental Editor, a travaillé sur le texte dans sa dernière phase de relecture. Nous lui sommes reconnaissants de ses talents de coordinatrice des diverses tâches liées à cette édition de *Zoologie*. Wendy a réussi à conserver le cap du planning et contrôler les diverses orientations de production, ce qui serait tout à fait inimaginable pour nous. Lisa A. Bruflodt a tenu le rôle de responsable d'édition pour cet ouvrage. Nous avons su apprécier son efficacité et son organisation.

Pour finir, mais de toute première importance, nous souhaitons étendre nos remerciements à nos familles pour leur patience et encouragements. Janice A. Miller a cohabité avec ce texte pendant de longs mois de planification et d'écriture. Elle est décédée deux mois avant la sortie de la première édition. Nos épouses, Carol A. Miller et Donna L. Harley, ont été solidaires pendant tout le processus de relecture. Nous avons apprécié les sacrifices que nos familles ont faits pendant l'écriture et la relecture de ce texte. Nous dédions ce livre à la mémoire de Jan et à nos familles.

*STEPHEN A. MILLER*

*JOHN P. HARDLEY*

## SITE WEB DE *ZOOLOGIE*

### (www.mhhe.com/millerharley9e)

Le site web texte-spécifique offre un champ élargi de ressources à la fois pour les étudiants. Les étudiants trouveront :

- des questions à choix multiples
- des animations
- des vidéos
- des synthèses audio MP3
- des liens web
- des textes en encart



# 1

# Zoologie : une perspective évolutive et écologique

## Plan du chapitre



**La zoologie** (du grec *zoo*, animal et *lagon*, étude) est l'étude des animaux. C'est l'un des champs les plus vastes de toute la science en raison de l'immense variété des animaux et de la complexité des processus qui les concernent. Il y a, par exemple, plus de 20 000 espèces de poissons osseux décrites et plus de 400 000 espèces de coléoptères (et beaucoup plus certainement non encore décrites). On comprend alors que les zoologistes se spécialisent dans une ou plusieurs sous-disciplines de la zoologie. Certains étudient plus particulièrement les aspects fonctionnels, structuraux ou écologiques d'un ou de plusieurs groupes d'animaux (Tableau 1.1), d'autres s'intéressent à un groupe particulier d'entre eux (Tableau 1.2).

L'ichthyologie, par exemple, est l'étude des poissons et les ichthyologistes s'attachent à comprendre leur organisation, leurs fonctions, leur écologie et leur évolution. La diversité des poissons est stupéfiante. Les cichlidés font l'objet de beaucoup d'études. Ils constituent un groupe très important de poissons osseux présents en Afrique (plus de 1000 espèces), en Amérique centrale et Amérique du sud (300 espèces), en Inde (3 espèces) et en Amérique du nord (1 espèce). Les membres de cette famille révèlent une grande variété de patrons de coloration (Figure 1.1) mais aussi d'habitats et de formes. Les spécialistes ont reconnu plusieurs comportements alimentaires : des racleurs et brouteurs d'algues comme *Eretmodus* qui pincent les algues avec leurs dents en forme de ciseaux, des cueilleurs d'insectes comme *Tanganicodus* et des mangeurs d'écailles comme *Perissodus*. Tous les cichlidés ont deux types de mâchoires : les mâchoires buccales (dents buccales) utilisées pour la capture de la nourriture (algues, insectes) ; les mâchoires pharyngiennes (os pharyngiens avec dents pharyngiennes), utilisées pour broyer et fragmenter la nourriture avant de l'ingurgiter.

Le comportement reproducteur de beaucoup de cichlidés est particulier. La femelle récupère les œufs qu'elle pond, les garde dans la bouche où ils sont fécondés par le sperme inhalé. Après éclosion les jeunes sont libérés mais, au moindre danger, retournent se mettre à l'abri dans la bouche du parent femelle. Cette famille de poissons, qui ne représente qu'un petit rameau du règne animal, illustre de façon saisissante, le concept de biodiversité. Elle offre au naturaliste une variabilité phénotypique étonnante avec des centaines de patrons de couleurs, de formes et de comportements. La tâche des zoologistes est de comprendre et de préserver cette biodiversité.

## 1.1 Zoologie : une perspective évolutive

### Compétences à acquérir

1. Formuler une hypothèse concernant l'origine évolutive des patrons de coloration de deux espèces très proches de poisson.
2. Expliquer comment est établie la hiérarchie de la classification des animaux.

Les animaux partagent la même histoire évolutive. Les processus évolutifs sont remarquables par la force de leurs effets sur les formes de vie bien qu'ils soient d'une relative simplicité. Ils sont à l'origine des 4 à 100 millions d'espèces animales vivantes, actuellement estimées

**TABLEAU 1.1**
**EXEMPLES DE SPÉCIALISATIONS EN ZOOLOGIE**

| SOUS-DISCIPLINE | DESCRIPTION |
|---|---|
| Anatomie | Etude de la structure des organismes et de leurs parties |
| Cytologie | Etude de la structure et du fonctionnement des cellules |
| Ecologie | Etude de l'interaction des organismes avec leur environnement |
| Embryologie | Etude du développement d'un animal de l'œuf fécondé jusqu'à la naissance ou l'éclosion |
| Génétique | Etude des mécanismes de la transmission des caractères des parents à la descendance |
| Histologie | Etude des tissus |
| Moléculaire (biologie) (Biologie moléculaire) | Etude des détails subcellulaires de la structure et du fonctionnement |
| Parasitologie | Etude des animaux qui vivent à l'intérieur ou sur d'autres organismes et à leurs dépens |
| Physiologie | Etude du fonctionnement de l'organisme et de ses parties |
| Systématique | Etude de la classification et des relations évolutives des groupes d'animaux |

**TABLEAU 1.2**
**EXEMPLES DE SPÉCIALISATIONS EN ZOOLOGIE EN FONCTION DES GROUPES TAXONOMIQUES**

| SOUS-DISCIPLINE | DESCRIPTION |
|---|---|
| Entomologie | Etude des insectes |
| Herpétologie | Etude des amphibiens et des reptiles |
| Ichthylogie | Etude des poissons |
| Mammalogie | Etude des mammifères |
| Ornithologie | Etude des oiseaux |
| Protozoologie | Etude des protozoaires |


(a)


(b)

**FIGURE 1.1**
**Cichlidés.** Les cichlidés d'Afrique existent sous une stupéfiante variété de patrons de coloration, d'habitats et de formes du corps. (*a*) Ce cichlidé dent de chien (*Cynotilapia afra*) est originaire du lac Malawi. La femelle de cette espèce couve les œufs en développement dans sa bouche et les protège des prédateurs. (*b*) le cichlidé à front (*Cyphotilapia frontosa*) est natif du lac Tanganyika.

(1 million environ d'entre elles ont été décrites) auxquelles il faut ajouter celles qui sont maintenant éteintes. Ces dernières représentent près de 90 % de toutes les espèces animales apparues sur terre. La connaissance des processus évolutifs est indispensable pour comprendre ce qu'est un animal et quelle est son origine évolutive.

## Les processus évolutifs

**L'évolution organique** (*Organic evolution*) (du latin *evolutus* = déroulement) est le changement au cours du temps dans la construction génétique des populations d'organismes. C'est la source de la diversité animale qui permet d'expliquer les relations phylogénétiques entre les groupes d'animaux. Charles Darwin apporta en 1859 les preuves évidentes de l'évolution et proposa un mécanisme qui pouvait expliquer le changement évolutif. Depuis, les biologistes sont convaincus de la réalité du phénomène. Depuis lors, le mécanisme proposé par Darwin a été confirmé.

Comprendre comment a émergé la diversité des structures et des fonctions animales est un des nombreux challenges auquel sont confrontés les zoologistes. Les cichlidés d'Afrique, qui se nourrissent des écailles d'autres membres de la famille, offrent un premier exemple. Ils approchent leurs proies par derrière, puis les mordent sur le côté et prélèvent une pleine bouchée d'écailles. Celles-ci sont broyées, écrasées par le second jeu de dents et dirigées vers l'estomac et l'intestin pour y être digérées. Michio Hori de l'université de Kyoto a décrit deux formes de l'espèce *Perissodus microlepis* qui se distinguent par la morphologie de la bouche. Chez l'une, la bouche est asymétriquement courbée vers la droite, chez l'autre, elle l'est



**FIGURE 1.2**

**Un cichlidé mangeur d'écailles.** Les mangeurs d'écailles (*Perissodus microlepis*) attaquent leurs proies par derrière. Deux formes différentes du corps sont maintenues dans la population. Dans l'une, la bouche est asymétriquement courbée vers la droite et la proie est attaquée sur son flanc gauche. Dans l'autre, c'est l'inverse. Le maintien des deux formes évite que les proies ne deviennent éventuellement méfiantes vis-à-vis d'un prédateur qui attaquerait toujours du même côté. *Perissodus microlepis* est endémique (trouvé uniquement dans) du lac Tanganyika.




**FIGURE 1.3**

**Lacs Victoria, Tanganyika et Malawi.** Ces lacs renferment des populations de cichlidés que les zoologistes ont pu relier à un ancêtre datant approximativement de 200 000 ans. Les populations de cichlidés sont originaires des lacs Kivu et Tanganyika et ont migré vers les autres lacs.

vers la gauche. La première aborde sa proie par le côté gauche, la seconde arrache les écailles du flanc droit. Les deux formes sont maintenues dans les populations. Dans le cas contraire, la proie, toujours attaquée du même côté, pourrait devenir méfiante. Les variations dans les patterns de coloration au sein de l'espèce *Topheus duboisi* s'expliquent également dans un contexte évolutif. Les différents patterns caractérisent des populations isolées réparties dans des amas de rochers séparés par des fonds sablonneux. Sur de tels fonds les populations seraient plus exposées aux prédateurs.







## Classification animale et relations évolutives

L'évolution explique pourquoi les animaux apparaissent et fonctionnent comme ils le font mais explique aussi la nature des liens qui les unissent au sein du règne animal. Depuis des années des études engagées dans ce but ont pris comme modèles les centaines d'espèces de cichlidés. Des groupes d'individus sont d'autant plus proches et apparentés que la partie du matériel génétique qu'ils ont en commun est importante et plus importante que celle des individus d'autres groupes**.** De façon plus simple : nous sommes plus étroitement apparentés à nos frères et sœurs qu'à nos cousins. Comme l'ADN détermine la plupart de nos traits physiques, la ressemblance avec nos frères et sœurs est plus frappante. Les études génétiques suggèrent que les populations les plus anciennes de cichlidés africains sont présentes dans les lacs Tanganyika et Kivu et qu'à partir de là les poissons ont envahi les rivières africaines, les lacs Malawi, Victoria et d'autres petits lacs (Figure 1.3). L'histoire de ces évènements commence à être comprise et correspond au mécanisme de spéciation le plus rapide, actuellement connu. Par exemple, l'origine des plus de 500 espèces du lac Victoria fait suite à une invasion d'espèces ancestrales, probablement issues du lac Kivu, il y a 100 000 ans. Cette invasion s'est poursuivie jusqu'à environ 40 000 ans lorsque les éruptions volcaniques ont isolé les faunes des deux lacs. Cette période paraît longue si on se situe à l'échelle d'une vie, mais ce n'est qu'un clin d'œil (clignement de paupières) à l'échelle du temps de l'évolution. Des preuves géologiques confirment une phase d'assèchement du lac Victoria suivie d'une phase de remplissage il y a 14 700 ans. L'assèchement n'a pas conduit à l'extinction de la totalité des espèces de cichlidés, certaines ayant pu se réfugier dans des poches d'eau. Elles auraient assuré la recolonisation du lac après son remplissage. Une question est encore sans réponse : parmi les plus de 500 espèces actuellement répertoriées, combien exactement ont émergé pendant les 14 700 dernières années ?

Les animaux, comme tous les organismes, sont nommés et positionnés dans une classification hiérarchisée en fonction de leur degré de parenté. Le système de classification, établi par Karl von Linne (1707-1778) pour les végétaux et connu sous le nom de « nomenclature binomiale » a été adopté pour les animaux. Chaque organisme est défini par deux termes : nom de genre et nom d'espèce. Le cichlidé mangeur d'écailles est ainsi connu sous le double nom de *Perissodus microlepis*. Les niveaux supérieurs de la classification sont, successivement, les familles, les ordres, les classes, les phyla, les règnes et les domaines (Figure 1.4). Les organismes de la même espèce sont



## Comment connaissons-nous les relations génétiques entre animaux ?

Comme l'exemple des cichlidés du lac Victoria l'a montré, les zoologistes se posent des questions sur les relations génétiques entre groupes d'animaux. Les relations filiales ou phylogénétiques sont représentées sous la forme de diagrammes arborescents (arbres ou dendrogrammes) dans ce livre. Les premières études ont porté sur l'analyse de caractères morphologiques facilement mesurables comme la structure des mâchoires et des nageoires. Avec le développement des techniques de biologie moléculaire les zoologistes ont complété leur panoplie d'outils et se sont engagés dans l'analyse des variations de séries d'enzymes ou allozymes et de la structure de l'ADN. Cela leur a permis d'observer directement les relations génétiques car deux individus ou deux groupes d'individus sont d'autant plus proches qu'ils partagent plus d'ADN c'est-à-dire d'informations génétiques communes. Les protéines, comme les enzymes, étant codées par l'ADN, leurs variations structurales reflètent donc celles de leur génome. Ces aspects sont largement détaillés dans les chapitres 3, 4 et 5.

plus apparentés que ceux du même genre, eux-mêmes plus proches que les autres membres de la même famille, ainsi de suite. Quand les zoologistes rangent les animaux dans des groupes taxonomiques ils font une hypothèse sur l'étendue de l'ADN partagé par chacun des groupes même si les variations analysées portent sur des caractères morphologiques, structuraux ou comportementaux car, à la base, tous sont déterminés génétiquement.

La théorie de l'évolution a marqué la zoologie plus qu'aucune autre théorie ne l'a fait. Elle a imprégné les scientifiques d'une idée fondamentale qui est celle de l'unité de la vie. Comme les cichlidés d'Afrique (que nous avons souvent pris comme exemples) l'illustrent (parfaitement), ce n'est qu'au travers des concepts de l'évolution que peuvent être comprises les particularités morphologiques et fonctionnelles des animaux, leur adaptation à des régions géographiques et des habitats déterminés ainsi que les caractéristiques qu'ils partagent avec d'autres.

### Synthèse de la section 1.1.

La connaissance des processus de l'évolution permet aux zoologistes de comprendre la grande diversité à la fois structurale et fonctionnelle des animaux. Elle est aussi une aide précieuse pour comprendre les liens de parenté entre les animaux. Ces liens ou relations sont fondés sur l'ADN c'est-à-dire le matériel génétique partagé, se révèlent à travers les caractéristiques morphologiques héritées et se traduisent par des regroupements dans un système de classification. La nature hiérarchique de la classification se reflète dans la succession de groupes de plus en plus larges et inclusifs au fur et à mesure que l'on s'élève de l'espèce au domaine.

***Pourquoi les taxonomistes utilisent-ils, à la fois, les similarités de l'ADN et des caractères morphologiques quand ils veulent déterminer les relations taxonomiques (et évolutives) entre les animaux ?***

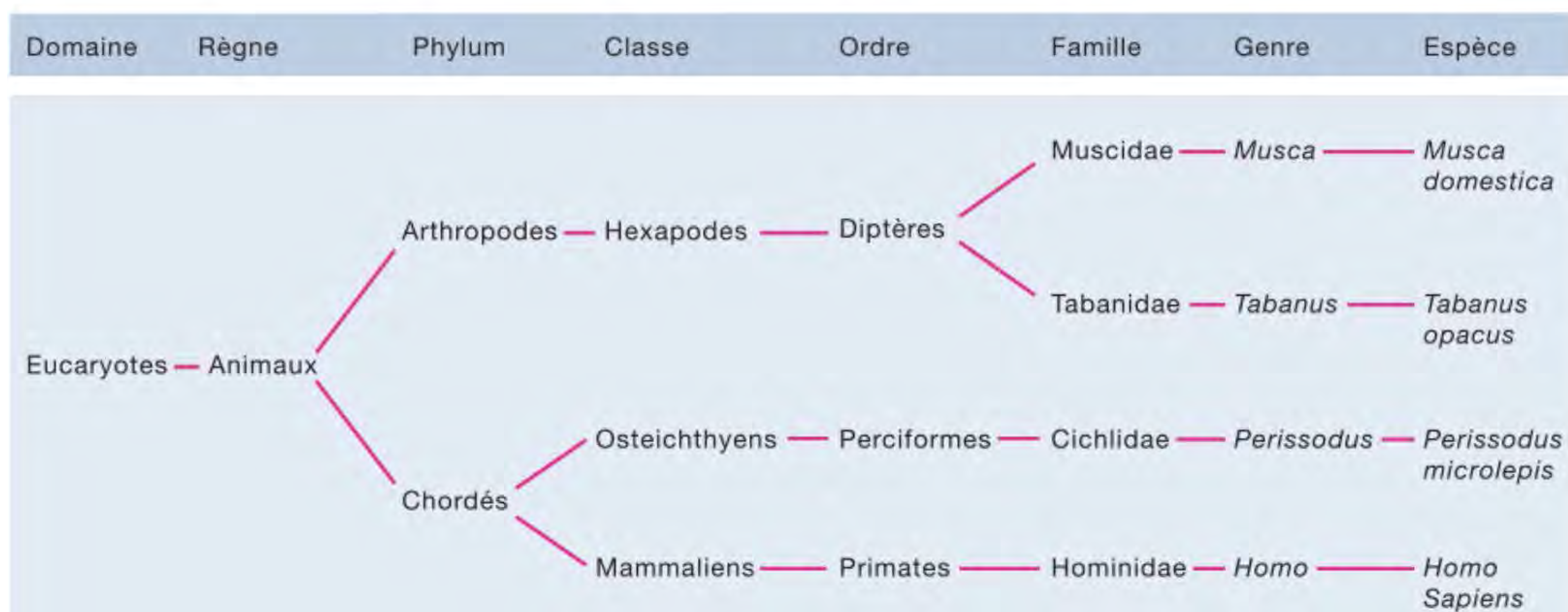



**FIGURE 1.4**

**Hiérarchie des relations.** La position systématique de la mouche, du taon (mouche du cheval), d'un poisson cichlidé et de l'homme illustre les différents degrés de relation sur lesquels repose la classification.

## 1.2 Zoologie : une perspective ecologique

### Compétences à acquérir

1. Expliquer pourquoi le manque de compréhension des relations que les animaux établissent avec leur environnement a eu des conséquences préjudiciables pour l'environnement.
2. Faire la relation entre la croissance de la population humaine et les menaces sur les ressources mondiales.

La perspective écologique est tout aussi importante que la perspective zoologique. L'écologie (du grec *okios*, maison et *logos*, étudier) étudie les relations entre les organismes et leur environnement (Chapitre 6). Tout au long de son histoire, l'Homme a été dépendant des animaux et cela, trop souvent, a conduit à une exploitation. Il dépend d'eux pour la nourriture, les médicaments et l'habillement. Cette dépendance utilise des voies plus subtiles qui n'ont été révélées que lorsque les activités humaines ont perturbé le fragile équilibre écologique maintenu pendant des centaines, voire des milliers d'années.

Dans les années 1950, la perche géante du Nil a été introduite dans le lac Victoria, pour y favoriser l'activité de pêche (Figure 1.5). C'est un prédateur très vorace qui a décimé la population de cichlidés, l'a fait passer de 99 % à moins de 1 % de la population totale de poissons et a entraîné la disparition d'un certain nombre d'espèces. Beaucoup de cichlidés se nourrissant d'algues, celles-ci ont proliféré de manière incontrôlée. Quand les algues sont mortes et ont décliné, une grande partie du lac s'est trouvée appauvrie en oxygène. L'introduction de la jacinthe d'eau, espèce non indigène, qui s'est répandue et a couvert de grandes portions du lac a conduit à une réduction supplémentaire des niches disponibles. Pour aggraver davantage la situation, les perches, une fois attrapées sont découpées et leur chair, particulièrement grasse, est mise à sécher puis fumée. Du bois est nécessaire. Cette pratique a eu pour conséquence une déforestation sévère tout autour du lac. Le déversement de terre souillée résiduelle dans le lac a causé des dégradations supplémentaires. La diminution de la qualité de l'eau a retenti sur la survie des cichlidés tandis que la turbidité croissante perturbait les comportements, particulièrement ceux dans lesquels la vision est prioritairement impliquée : parades et accouplement ; récupération des œufs en développement et incubation buccale. La raréfaction des cichlidés du lac Victoria est certainement l'événement d'extinction d'espèces de vertébrés le plus important de l'histoire humaine récente.

Il y a quelques signes d'espoir dans cette histoire. Bien que beaucoup d'espèces soient définitivement éteintes, quelques cichlidés ont fait une réapparition. La pression exercée par une pêche intensive a réduit la densité de population de la perche du Nil. (Elle se situe encore à plus de 50 % du poids capturé mais bien au-dessous des 90 % atteints dans les années 1980). Ce déclin a favorisé la réapparition de quelques cichlidés qui se nourrissent de petits animaux présents dans les eaux superficielles d'aires ouvertes du lac (la perche du Nil est un prédateur de fond). Il est certain que si l'on avait pensé aux conséquences écologiques en cascade que pouvait entraîner le simple fait d'introduire une espèce étrangère, le désastre aurait pu être évité.

Un problème écologique de même ordre menace les populations de cichlidés du lac Tanganyika. La région située au nord du lac a été complètement déforestée. Les forêts situées du côté tanzanien du lac ont été à moitié éliminées pour faire place à des cultures assurant une maigre subsistance aux populations humaines. La pêche intensive, les rejets et écoulements de l'agriculture, les déchets produits par l'expansion des populations urbaines ont conduit à l'extinction de quelques espèces de cichlidés dans le lac.

### Ressources mondiales et espèces animales en danger

Les problèmes écologiques concernent le monde entier et ne se limitent pas aux grands lacs africains. Ils se présentent avec plus d'acuité dans les pays en voie de développement qui s'efforcent d'atteindre le même niveau que les nations industrialisées. Nos inquiétudes sont focalisées sur deux problèmes majeurs, celui de la surpopulation et celui de l'exploitation des ressources mondiales.

#### *Population*

La surpopulation du globe est le problème majeur, à la racine même de tous les autres problèmes de l'environnement. On s'attend à ce que la croissance de la population humaine continue à augmenter, essentiellement dans les régions du globe les moins développées où vivent actuellement près de 5,4 milliards d'êtres humains sur un total de 7 milliards. Comme une forte proportion de la population est en âge d'avoir des enfants, le taux de croissance doit augmenter au cours du XXI$^{\text{ème}}$ siècle. Vers l'an 2050 la population de l'Inde surpassera celle de la chine (1,6 milliard contre 1,4) et la population mondiale devrait atteindre 9,3 milliards. Une telle croissance devrait engendrer une plus grande disparité entre les nations les plus riches et les nations les plus pauvres.

#### *Ressources mondiales*

La surpopulation pose, avec acuité, le problème des ressources mondiales. Bien que les nouvelles technologies continuent à augmenter la production de nourriture, la majeure partie de celle-ci est produite dans les régions industrialisées où la consommation par personne est déjà très élevée. La production d'huile va se poursuivre. L'exploitation des combustibles fossiles enrichit l'atmosphère en dioxyde de carbone contribuant à l'effet de serre et au changement climatique. La déforestation de grandes régions du globe répond à la demande permanente de produits de la forêt, de combustible et de terres cultivables. Cette tendance contribue au changement climatique en augmentant la production de dioxyde de carbone par le brûlage du bois et en diminuant la possibilité de recyclage du carbone et son incorporation dans la matière organique par le biais de la photosynthèse. La déforestation cause aussi de sérieux déficits en eau ce qui a pour conséquence l'extinction de nombreuses espèces de plantes et d'animaux, particulièrement dans les régions tropicales. La préservation des forêts pourrait permettre l'identification de nouvelles espèces végétales et animales, ressources intéressantes pour l'homme : nouveaux aliments, médicaments, matériaux de construction et prédateurs d'organismes nuisibles (Figure 1.6). La nature a également une valeur intrinsèque aussi importante que celle d'être une source d'approvisionnement pour l'homme. Reconnaître cette valeur devrait donner l'impulsion esthétique et morale de tout tenter pour la préserver.

#### *Solutions*

Une meilleure compréhension des principes de base de l'écologie permettrait de prévenir les désastres tels que ceux que nous avons décrits. Comprendre comment la matière est cyclée et recyclée dans la nature, comment les populations s'accroissent et comment les organismes des lacs et des forêts utilisent l'énergie est fondamental pour préserver l'environnement. Il n'y a pas de solutions faciles aux



**FIGURE 1.5**

L'introduction de la perche du Nil (*Lates niloticus*) pour favoriser la pêche a eu pour conséquences l'extinction de plusieurs espèces de cichlidés et, indirectement, la dégradation de la qualité de l'eau et la déforestation.

problèmes écologiques. Cela est même impossible si n'est pas traité, en priorité, le problème de la surpopulation. Nous devons travailler comme membres d'une communauté mondiale pour prévenir la propagation des maladies, de la famine et des autres formes de souffrance qui sont associées à la surpopulation. S'engager courageusement et avec imagination vers une amélioration des conditions sociales et économiques et une meilleure gestion des ressources devient une nécessité.

« Alerte sur la vie sauvage » qui apparaît à la fin de certains chapitres dans les deux premières parties de ce texte nous rappelle le péril auquel un nombre sans précédent d'espèces fait face à travers le monde. Les espèces en danger ou menacées dans divers groupes de phyla d'animaux sont mises sous la lumière des projecteurs.

## Synthèse de la section 1.2

Comme cela a été démontré avec l'introduction de la perche du Nil dans le lac Victoria, c'est le manque de compréhension des relations écologiques complexes qui s'établissent entre les animaux qui a des conséquences désastreuses et durables. Beaucoup d'entre elles ont aussi pour origine directe ou indirecte la surpopulation de notre planète par notre propre espèce.

***Proposez un autre exemple qui confirme le fait que le peu d'intérêt que nous accordons aux relations écologiques a eu des conséquences désastreuses sur l'environnement. (Si vous n'avez pas d'exemple personnel exploitez les informations des « Alerte sur la vie sauvage » des chapitres suivants).***




# ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

## Une vue d'ensemble des problèmes

L'extinction est le sort réservé à la plupart des espèces de plantes et d'animaux. C'est un processus naturel qui se poursuivra. Depuis quelques années, toutefois, la menace sur la vie des plantes et des animaux sauvages a augmenté dramatiquement, principalement suite à la destruction de l'habitat. Les forêts tropicales humides sont l'une des zones les plus menacées. Dans certaines régions, comme l'équateur, la couverture forestière a été réduite de 95 %. Les scientifiques des Nations Unies estiment que 24 hectares de forêts tropicales sont éclaircis chaque minute. Trente millions d'hectares de forêts sont perdus chaque année. Ceci représente à peu près deux fois la surface de l'Irlande ou la superficie de l'état de l'Arkansas. La perte en termes d'habitat est responsable de dizaines de milliers d'extinctions. Une estimation précise du nombre d'extinctions est impossible dans des zones comme les forêts humides où la plupart des espèces n'ont pas été répertoriées. Nous sommes en train de perdre des espèces dont nous ne connaissons pas encore l'existence et, simultanément, nous sommes en train de perdre des ressources en nouveaux médicaments, nourriture et textiles. Les changements climatiques, la pollution et les invasions par des espèces étrangères sont d'autres causes d'extinction. Les prairies, les marécages, les déserts et les récifs coralliens sont également des habitats sérieusement menacés.

Personne ne connaît le nombre d'espèces vivantes actuellement proches de l'extinction. En 2011, le U.S. Fish, le Wildlife Service et l'IUCN (International Union for Conservation of Nature) ont dressé une liste de 1100 à 1400 espèces mises en danger ou menacées aux États-Unis. L'IUCN l'établit à 19 500 espèces à l'échelle mondiale. Une **espèce mise en danger** est en danger imminent d'extinction en raison de l'endroit où elle vit. Une **espèce menacée** deviendra en danger dans un proche avenir. La Figure 1.1 de l'encadré donne le nombre d'espèces mises en danger ou menacées dans les différentes régions des États-Unis. Il apparaît ainsi clairement que beaucoup de travail est nécessaire pour inverser ou améliorer ces statistiques dramatiques.

Dans les chapitres qui suivent, vous apprendrez que le sauvetage des espèces réclame plus que la simple préservation des quelques individus survivants. Il réclame de disposer d'une grande diversité de gènes pour promouvoir la survie d'espèces dans des environnements changeants. Cette diversité génétique exige de grandes populations de plantes et d'animaux.

La préservation des espèces en danger dépend d'un plan de conservation qui inclut les éléments suivants :

2. Un système de parcs nationaux pour protéger de larges bandes de terre et des corridors de vie sauvage qui permettent des déplacements entre les zones naturelles
3. Des paysages protégés et des aires à multiple usage qui autorisent une activité privée contrôlée tout en demeurant un habitat de vie sauvage
4. Des zoos et des jardins botaniques pour sauver les espèces dont l'extinction est imminente.

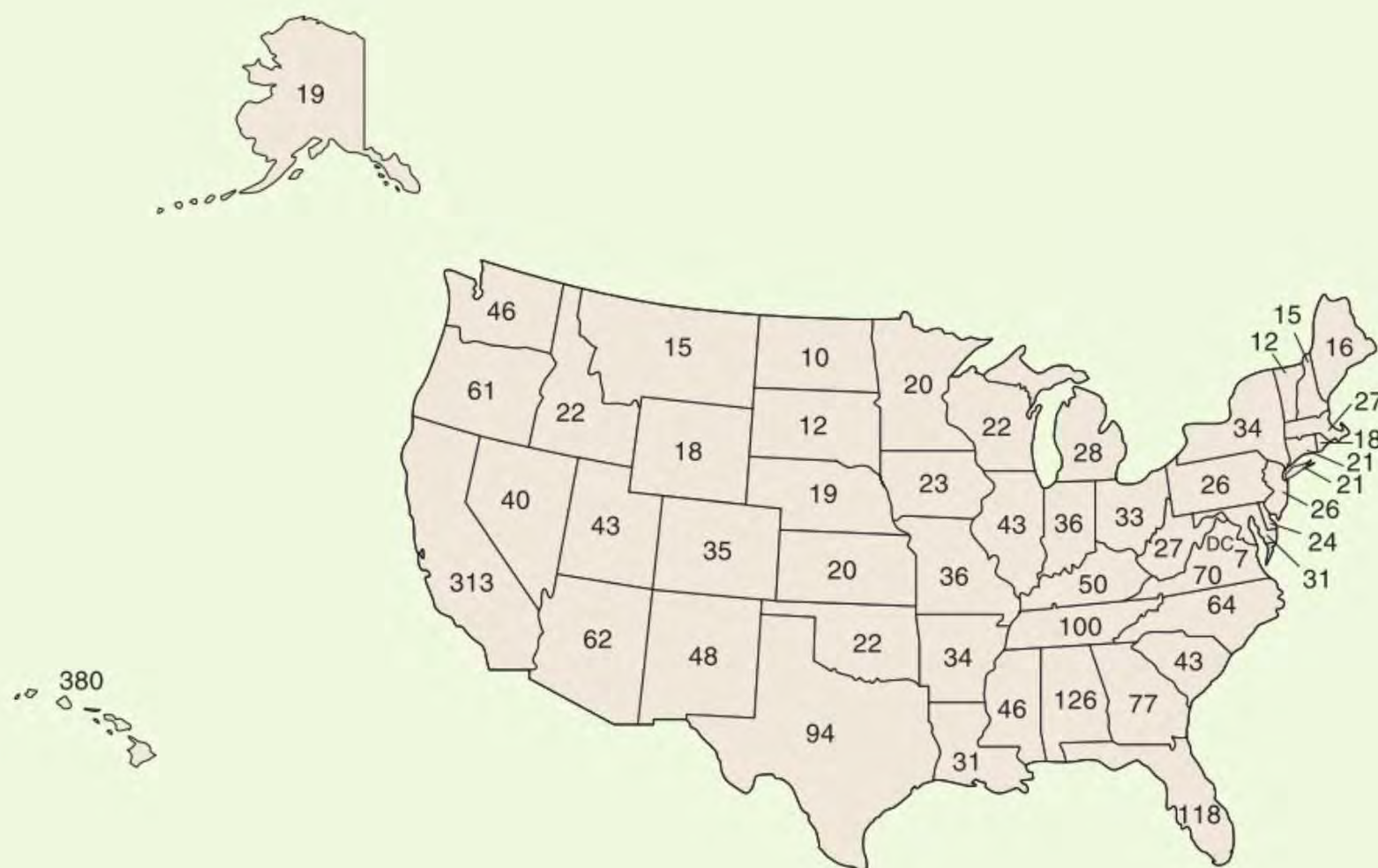



**FIGURE 1.1 Carte donnant les nombres approximatifs d'espèces en danger ou menacées aux États-Unis.** Parce que l'aire de répartition de certains organismes s'étend sur deux ou plus d'états la somme de tous les nombres est supérieure à celle de l'ensemble des espèces en danger ou menacées. Ce nombre se situe entre 1100 et 1300 espèces.



(a)



(b)

**FIGURE 1.6**

**Les forêts tropicales humides : une ressource mondiale menacée.** (*a*) Une forêt tropicale humide du Brésil. (*b*) Un bull-dozer en train de creuser une tranchée et de séparer une forêt humide dans les îles Solomon. La séparation de la forêt pour l'agriculture entraîne un épuisement rapide des sols après quoi la terre est abandonnée pour l'exploitation de sols plus riches. La percée de routes rompt la couverture forestière et permet un accès facile à des zones plus éloignées en vue de les exploiter. La disparition des forêts tropicales entraîne l'extinction de beaucoup d'espèces végétales précieuses.

# Résumé


### 1.1 Zoologie : une perspective évolutive

La zoologie est l'étude des animaux. C'est un champ très large qui implique que les zoologistes se spécialisent dans une ou plusieurs sous-disciplines.

Les animaux partagent un passé évolutif et des forces évolutives qui ont façonné leur histoire.

L'évolution permet d'expliquer la diversité des animaux.

Les relations évolutives sont à la base de la classification des animaux selon un système hiérarchisé. Ce système utilise une nomenclature binomiale pour définir chaque animal. Les niveaux supérieurs de la classification traduisent des distances évolutives plus importantes.

### 1.2 Zoologie : une perspective écologique

Les animaux partagent des environnements communs, les principes de l'écologie nous aident à comprendre comment les animaux interagissent à l'intérieur de ceux-ci.

La surpopulation humaine est à la base de tous les problèmes environnementaux. Elle retentit sur les ressources mondiales et entraîne pollution, changement climatique, déforestation et extinction de beaucoup d'espèces végétales et animales.

## Questions de révision sur les concepts

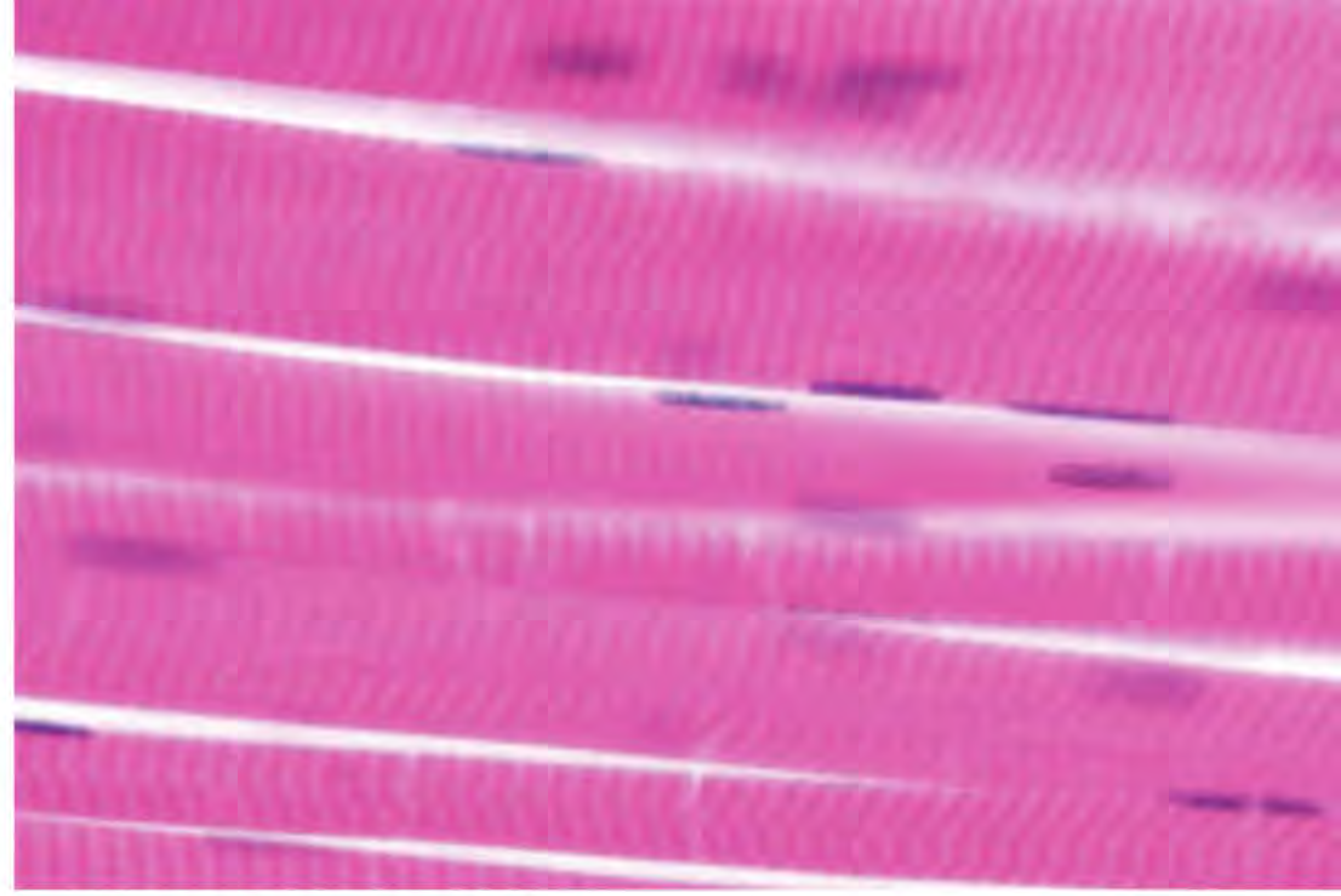
1. La liste qui suit donne des exemples de spécialisations dans la zoologie à l'exception d'une. Laquelle ?
   a. Ichthyologie
   b. Mammalogie
   c. Ornithologie
   d. Histologie
2. Un changement dans la construction génétique des populations d'organismes au cours du temps définit
   a. Une nomenclature binomiale
   b. Une évolution organique
   c. L'évolution
   d. L'écologie.
3. Dans la liste suivante qu'utilisent les zoologistes pour étudier les relations génétiques entre animaux
   a. Des caractéristiques morphologiques héritées
   b. La structure des enzymes
   c. La structure de l'ADN
   d. Tout ce qui précède, a, b et c
4. Laquelle de ces affirmations est exacte ?
   a. Les membres d'une même classe sont toujours plus proches les uns des autres que les membres d'un même ordre.
   b. Les membres de différents ordres doivent être plus proches les uns des autres que ceux d'une même famille.
   c. Les membres de la même famille sont plus proches les uns des autres que les membres de différents ordres.
   d. Les membres du même ordre sont toujours plus proches les uns des autres que les membres de la même famille.
5. La liste ci-après présente les conséquences possibles d'une déforestation, à une exception près, laquelle ?
   a. Changement climatique.
   b. Extinction de beaucoup d'espèces animales et végétales.
   c. Déficits en eau localisés.
   d. Amélioration à longs termes des conditions de vie dans les régions les moins développées.
   e. Perte d'importantes ressources humaines comme médicaments et nourriture.
6. Vers l'année 1950, la croissance la plus importante de la population humaine interviendra dans ................. et la population mondiale atteindra .............................
   a. les contrées les moins développées ; 7 milliards
   b. les contrées les moins développées ; 9,3 milliards
   c. Les contrées les moins développées ; 20,5 milliards
   d. Les contrées développées ; 5,5 milliards
   e. Les contrées développées ; 10,2 milliards

## Questions d'analyse et d'application

1. Comment la zoologie est-elle reliée à la biologie ? Quels concepts biologiques majeurs, en plus de l'évolution et de l'écologie, sont des principes unificateurs partagés par les deux disciplines ?
2. Quelques problèmes courants impliquent à la fois la zoologie et des questions d'ordre éthique ou d'intérêt public. Lesquels ? Quel rôle les zoologistes pourraient-ils jouer pour aider à la résolution de ces problèmes ?
3. Beaucoup de problèmes écologiques auxquels le monde actuel doit faire face concernent les évènements et les pratiques qui interviennent dans les régions les moins développées. Beaucoup de ces pratiques sont le résultat de siècles d'évolution culturelle. Quelle approche les peuples et les institutions des régions développées peuvent-ils adopter pour encourager une utilisation plus rationnelle et écologique des ressources ?
4. Pourquoi les populations de toutes les parties du globe devraient-elles être concernées par l'extinction des cichlidés du lac Victoria ?

# 2

# Cellules, tissus, organes et systèmes d'organes des animaux



## Plan du chapitre



Parce que tous les organismes sont formés de cellules, la cellule est donc aussi fondamentale pour comprendre la zoologie que l'atome l'est pour comprendre la chimie. Dans la hiérarchie de l'organisation biologique, la cellule est le degré le plus simple qui manifeste toutes les propriétés de la vie. Certains organismes sont unicellulaires, d'autres sont pluricellulaires. Le corps d'un animal est composé de beaucoup de types cellulaires spécialisés qui assurent des fonctions distinctes. La spécialisation cellulaire entraîne une division du travail qui retentit sur les niveaux d'organisation supérieurs : tissus, organes et systèmes ou appareils.

## 2.1 Que sont les cellules ?

### Compétences à acquérir

3. Faire la différence entre une cellule procaryote et une cellule eucaryote.
4. Décrire les trois parties fondamentales de la cellule eucaryote.

Les cellules sont les unités de vie dans lesquelles se déroulent toutes les réactions chimiques nécessaires à la maintenance et la reproduction. Ce sont les plus petites unités autonomes de vie. Il y a deux types fondamentaux de cellules, les procaryotes et les eucaryotes. Les procaryotes n'ont pas de noyau ni d'autres organites limités par une membrane. Les procaryotes sont subdivisés en deux domaines, Archaea et Eubacteria. Les Archaea ont des caractéristiques uniques mais partagent aussi un certain nombre de traits avec les Eubacteria et les Eukarya, représentants du troisième domaine. Les cellules eucaryotes sont plus volumineuses et plus complexes que les cellules procaryotes. Les animaux et les protistes sont composés de cellules eucaryotes. Ce type cellulaire fait donc l'objet de ce chapitre. Le Tableau 2.1 établit une comparaison entre les deux types fondamentaux de cellules.

Les cellules eucaryotes (« noyau vrai ») renferment un noyau limité par une membrane et contenant l'ADN. Elles renferment également plusieurs autres structures, les organites (« petits organes ») qui remplissent des fonctions spécifiques. Microfilaments et microtubules sont les composants spécialisés et agencés en réseau du cytosquelette, lequel détermine la forme de la cellule et permet les mouvements intracellulaires.

Les cellules eucaryotes sont structurées autour de trois parties fondamentales (Tableau 2.1) :

1. La **membrane plasmique** qui la limite extérieurement. C'est la frontière qui, en isolant les évènements métaboliques internes de l'environnement leur permet de s'agencer en voies organisées et contrôlées. La membrane porte des récepteurs spécifiques de molécules externes qui peuvent ainsi influencer les fonctions cellulaires.
2. Le **cytoplasme** (du grec *Kytos*, vaisseau creux + *plasma*, fluide) est la région qui entoure le noyau. Elle comprend une phase de consistance semi-fluide ou cytosol dans laquelle sont inclus les organites.
3. Le **noyau** (pluriel : *nuclei*) est le centre de contrôle de la cellule. Limité par sa propre enveloppe, il renferme les chromosomes qui baignent dans la substance semi-fluide du nucléoplasme.

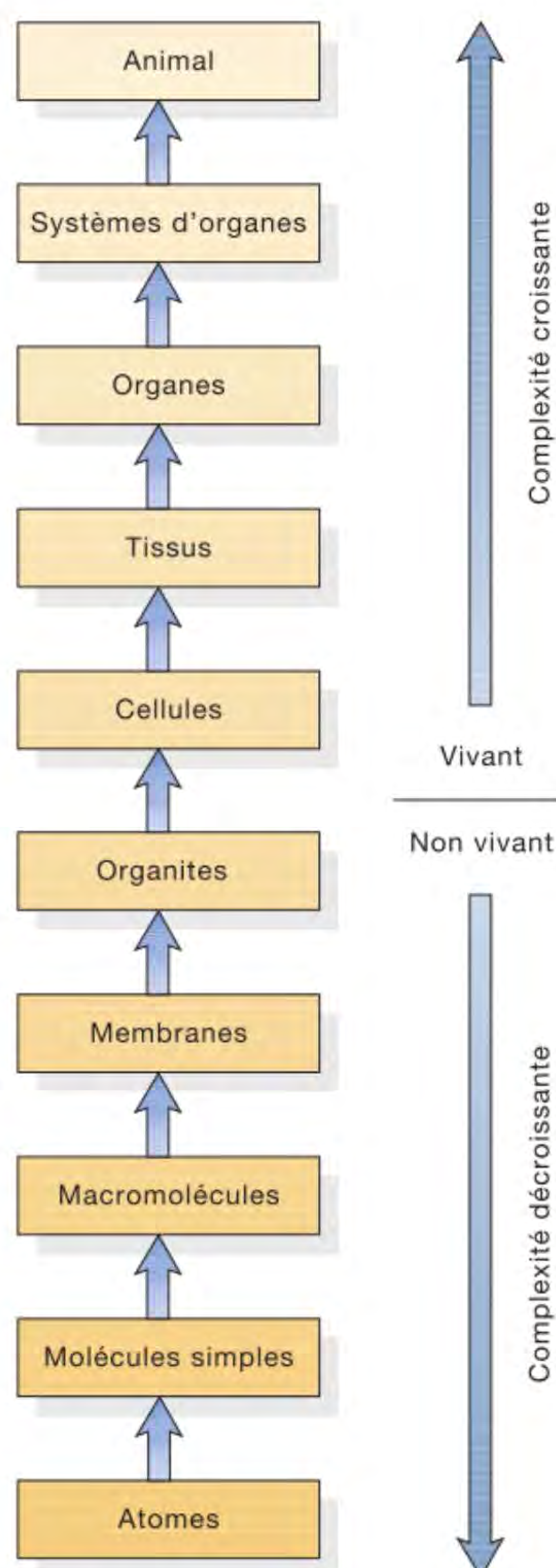



**FIGURE 2.1**

**Hiérarchie structurale d'un animal multicellulaire.** À chaque niveau, la fonction dépend de l'organisation structurale du niveau et de celle du niveau qui précède.

Les formes et les fonctions des cellules sont très variables. Il n'existe donc pas de cellule « typique ». La Figure 2.2 en propose une représentation synthétique idéale qui devrait vous permettre de retenir l'essentiel sur son organisation.

## Synthèse de la section 2.1

Les procaryotes sont des cellules de petite taille dont l'organisation interne est simple. Ils appartiennent aux deux domaines du vivant que sont les Archaea et les Eubacteria. Les cellules eucaryotes sont compartimentées et renferment différents organites qui remplissent des fonctions spécifiques. Les trois parties fondamentales d'une cellule eucaryote sont la membrane plasmique, le cytoplasme et le noyau.

***Quels sont les caractères que partagent les Eucaryotes et les Eubacteria ?***

**TABLEAU 2.1**
**Comparaison des cellules procaryote et eucaryote**

| Composants | Procaryote | Eucaryote |
|---|---|---|
| **Organisation du matériel génétique** | | |
| Noyau vrai entouré par une membrane | absence | présence |
| ADN associé à des histones | non | oui |
| Nombre de chromosomes | un | plus de un |
| Nucléole | absence | présence |
| Division par mitose | non | oui |
| **Recombinaison génétique** | Partiel, transfert unidirectionnel d'ADN | Méiose et fusion de gamètes |
| **Mitochondries** | absence | présence |
| **Chloroplastes** | absence | présence |
| **Membrane plasmique avec stérols** | Généralement non | oui |
| **Flagelles** | Taille submicroscopique ; composés d'une fibre | Taille microscopique ; entourés d'une membrane 20 microtubules selon un Pattern 9 + 2 |
| **Réticulum endoplasmique** | absence | présence |
| **Appareil de Golgi** | absence | présence |
| **Paroi ou mur cellulaire** | généralement chimiquement complexe | Chimiquement simple |
| **Organites simples** | | |
| Ribosomes | 70 S | 80 S (sauf dans les mitochondries et les chloroplastes) |
| Lysosomes et peroxysomes | absence | présence |
| Microtubules | absents ou rares | présents |
| Cytosquelette | doit être absent | présent |
| Vacuoles | absence | présence |
| Vésicules | présence | présence |
| **Différenciation** | rudimentaire | tissus et organes |

# 2.2 Pourquoi la plupart des cellules sont-elles petites ?

## Compétences à acquérir

1. Expliquer pourquoi la plupart des cellules sont petites.
2. Déterminer comment la surface varie en fonction du volume.

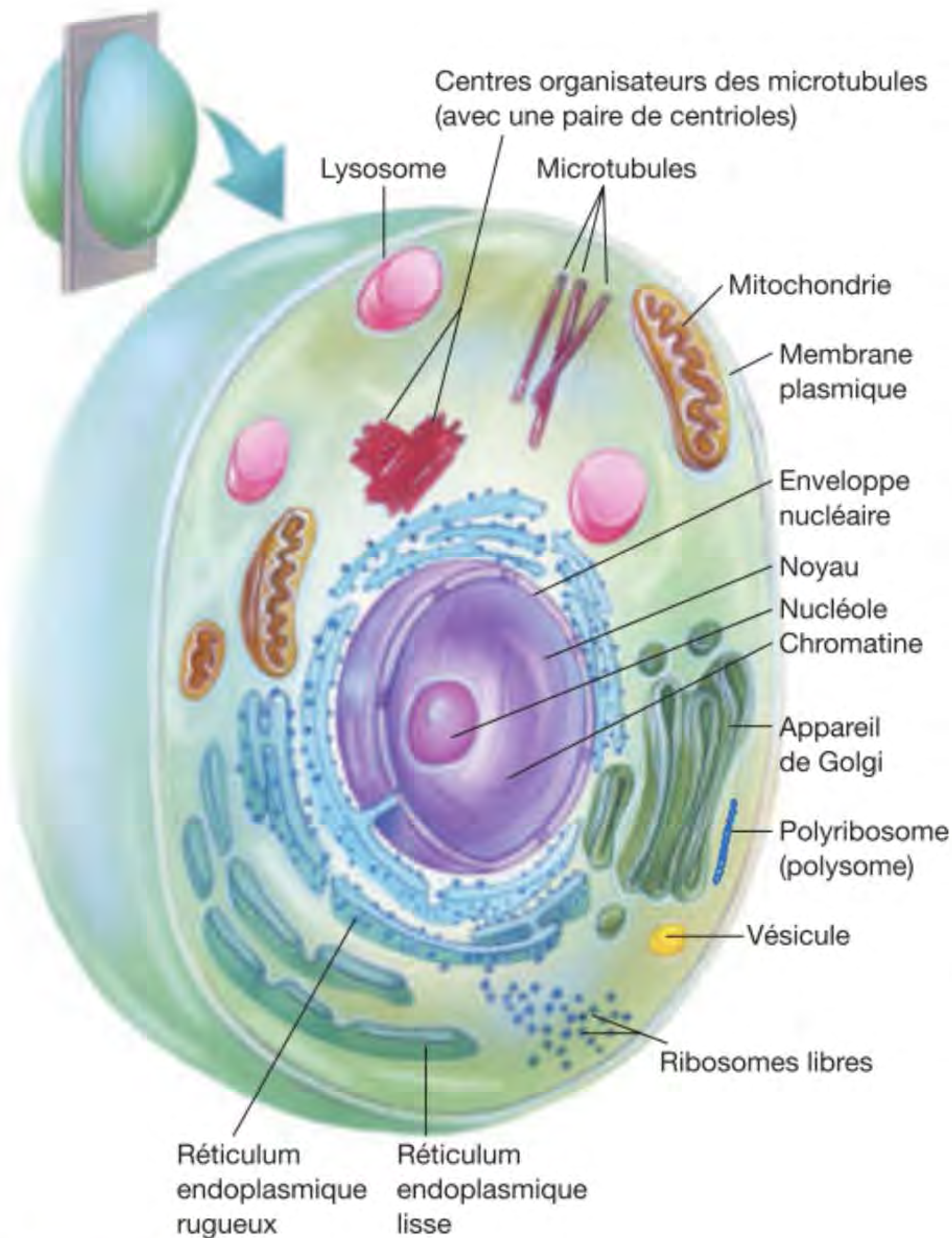
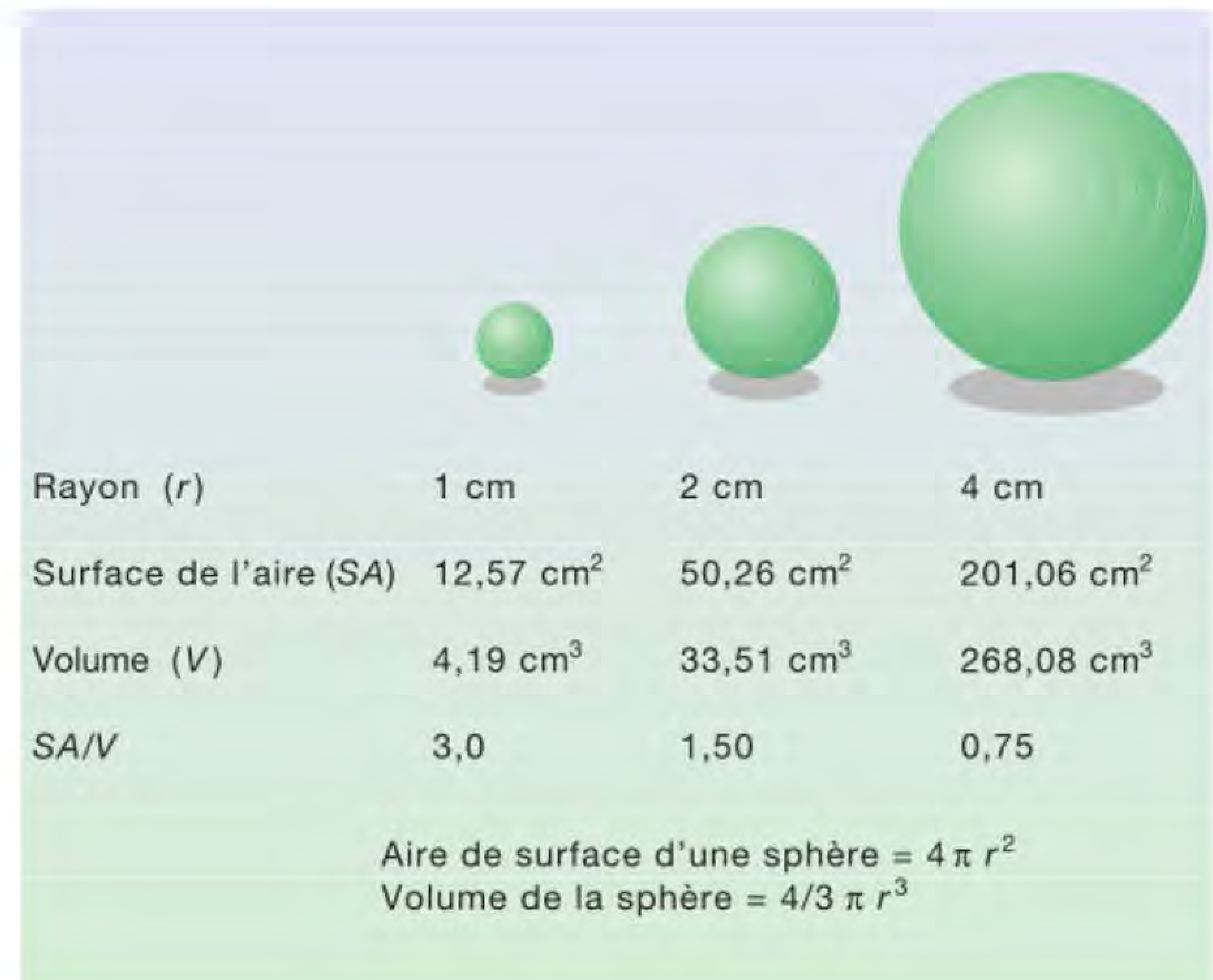



**FIGURE 2.2**

**Une cellule animale de synthèse.** La connaissance des structures de cette cellule est acquise par la microscopie électronique. Les tailles de quelques organites et autres structures sont exagérées pour montrer les détails.



| Rayon ($r$) | 1 cm | 2 cm | 4 cm |
|---|---|---|---|
| Surface de l'aire ($SA$) | 12,57 cm$^2$ | 50,26 cm$^2$ | 201,06 cm$^2$ |
| Volume ($V$) | 4,19 cm$^3$ | 33,51 cm$^3$ | 268,08 cm$^3$ |
| $SA/V$ | 3,0 | 1,50 | 0,75 |

Aire de surface d'une sphère = $4\pi r^2$
Volume de la sphère = $4/3\ \pi r^3$

**FIGURE 2.3**

**La relation entre l'aire de surface et le volume.** Lorsque le rayon d'une sphère augmente, son volume s'accroît plus rapidement que sa surface ($SA$ / $V$ = rapport aire de la surface et volume)

La plupart des cellules sont petites et ne peuvent être observées qu'à l'aide du microscope. (Des exceptions : les œufs de beaucoup de vertébrés, poissons, amphibiens, reptiles et oiseaux) et quelques cellules nerveuses, géantes). Une raison est qu'un rapport volume du noyau / volume du cytoplasme trop petit ne permettrait pas au noyau d'exercer son rôle de contrôle sur le cytoplasme.

Un autre aspect du volume de la cellule intervient dans la limitation de la taille. La cellule est assimilable à une sphère. L'accroissement de son rayon entraîne une augmentation plus importante de son volume que de sa surface (Figure 2.3). Les besoins nutritionnels et la quantité de déchets produits sont proportionnels au volume de la cellule. Les échanges s'effectuent au travers de la membrane donc dépendent de la surface qu'elle occupe. Si le volume cellulaire devient trop important, le rapport surface / volume est trop petit pour que les échanges puissent s'opérer de façon optimale.

### Synthèse de la section 2.2

La surface cellulaire doit être suffisamment grande pour que les échanges soient efficaces. Les petites cellules disposent d'une plus grande surface par unité de volume que les cellules de grande taille. Par exemple un cube de 4 cm a un rapport SA / V de 5 alors que pour un cube de 1 cm ce rapport est de 6.

***Si le rayon d'une cellule est multiplié par 10, la surface augmente de 100. Par quel facteur le volume est-il multiplié ?***

## 2.3 Les membranes cellulaires

### Compétence à acquérir

1. Mettre en relation la structure de la membrane avec ses fonctions.

La membrane plasmique entoure la cellule. Des membranes internes limitent certains organites et ont les mêmes propriétés que celles de la membrane plasmique.

### Structure des membranes cellulaires

En 1972, S. Jonathan Singer et Garth Nicholson ont proposé le modèle structural de la mosaïque-fluide. D'après ce modèle, une membrane est une double couche (bicouche) de protéines et de phospholipides, fluide plutôt que solide. La bicouche phospholipidique forme une « mer » fluide dans laquelle des protéines spécifiques flottent comme des icebergs (Figure 2.4). En raison de sa fluidité, la membrane est dans un état permanent de changement tout en conservant une structure uniforme. Le terme de mosaïque fait référence aux différentes sortes de protéines dispersées dans la bicouche phospholipidique.

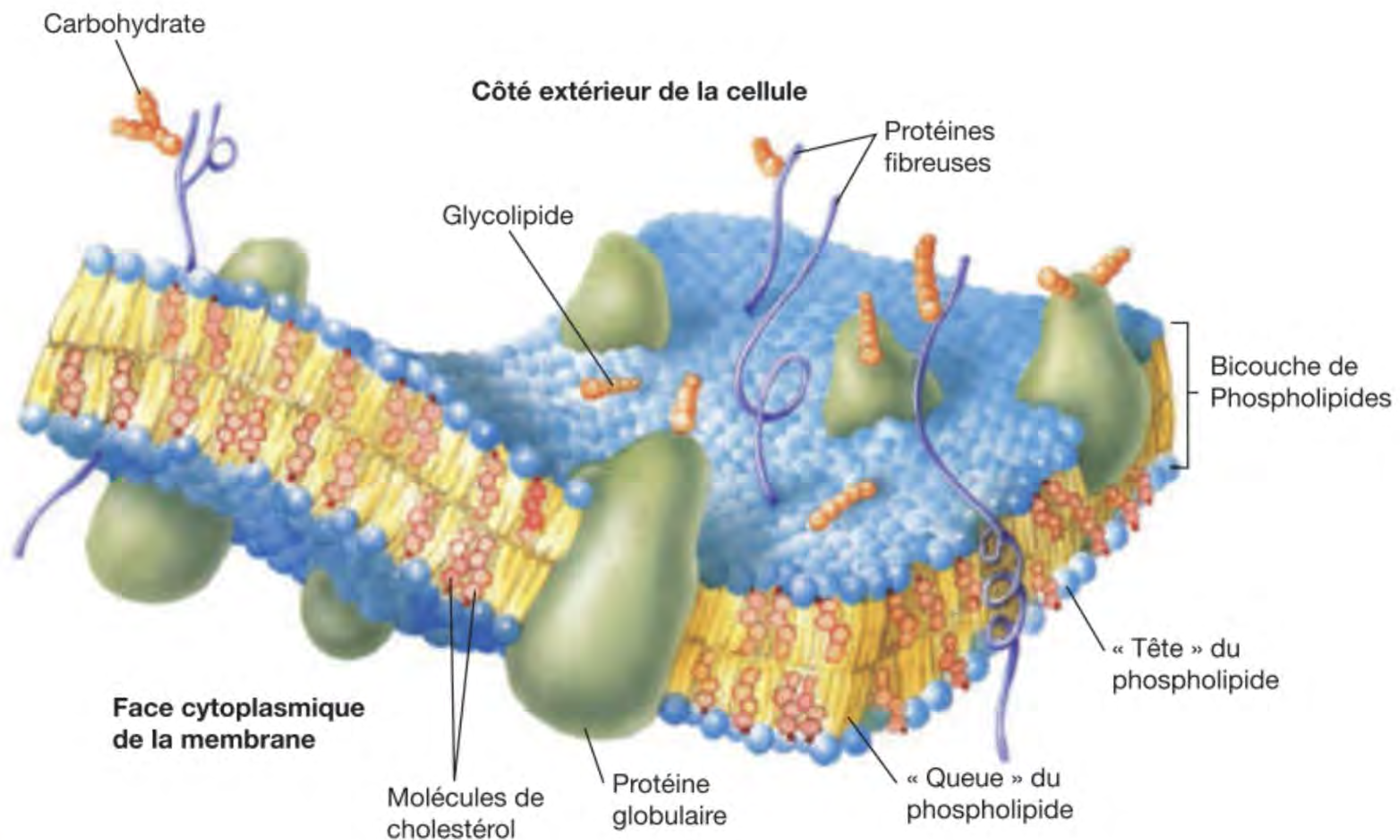



**FIGURE 2.4**

**Modèle structural de la membrane en mosaïque fluide.** Les protéines globulaires intrinsèques font saillie des deux côtés de la membrane dans laquelle elles se déplacent. Les protéines périphériques s'attachent à la surface externe ou interne.

Les points importants du modèle de la mosaïque fluide sont les suivants :

1. Les phospholipides ont une extrémité polaire et une extrémité non polaire. Les extrémités polaires sont orientées vers l'extérieur de la cellule et vers le cytoplasme, les extrémités non polaires se font face dans le milieu de la bicouche. Les « queues » des couches de phospholipides s'attirent et sont repoussées par l'eau (elles sont hydrophobes). Le résultat est que les « têtes » polaires sphériques (le groupement phosphate) sont à la périphérie (les surfaces cellulaires externe et interne) et attirent les molécules d'eau (elles sont hydrophiles).
2. Le cholestérol est présent dans la membrane plasmique et les membranes des organites des cellules eucaryotes. Les molécules sont intégrées à l'intérieur de la membrane et la rendent moins perméable aux substances hydrosolubles. Leur structure relativement rigide stabilise la membrane (Figure 2.5).
3. Les protéines membranaires sont des molécules indépendantes attachées à la surface externe ou interne (protéines périphériques) ou sont intégrées (protéines intrinsèques) (voir Figure 2.4). Certaines protéines intrinsèques font le lien avec des marqueurs glucidiques à la surface cellulaire. D'autres favorisent les mouvements d'ions ou de molécules au travers de la membrane, d'autres encore attachent la membrane au cytosquelette ou à différentes molécules à l'extérieur de la cellule.
4. Glycoprotéines et glycolipides sont les protéines et les lipides auxquels sont attachées des unités glucidiques (carbohydrates), à la surface de la membrane plasmique. Les carbohydrates de surface et les segments protéiques et lipides d'attache forment le glycocalyx (« cell coat ») (Figure 2.6). Les différents arrangements des motifs glucidiques du glycocalyx sont les éléments d'une empreinte digitale moléculaire originale qui marque chaque type cellulaire. Le glycocalyx est nécessaire à la reconnaissance entre cellules et au comportement de certaines cellules et joue un rôle clef dans la coordination du comportement des cellules chez les animaux.

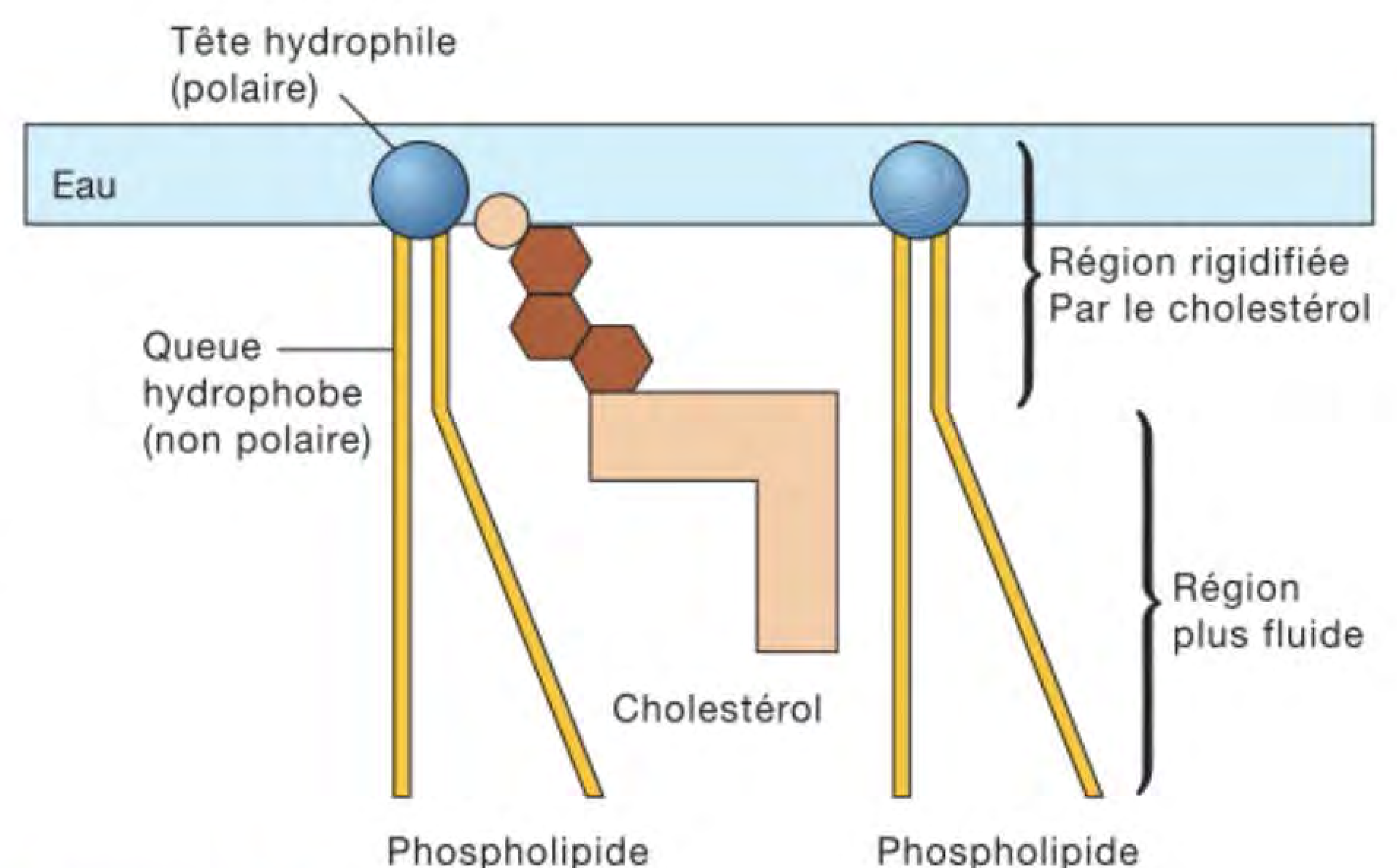



**FIGURE 2.5**

**L'arrangement du cholestérol entre les molécules de lipides de la bicouche.** Le cholestérol rigidifie la périphérie de la bicouche en même qu'il rend la partie interne plus fluide. Seule une moitié de la bicouche est représentée ; l'autre moitié est son image en miroir.





## Comment les zoologistes étudient-ils le fonctionnement des structures fines d'une cellule ?

La petite taille des cellules est le plus grand obstacle pour découvrir la nature et l'anatomie des structures qu'elles renferment. L'évolution de la science progresse souvent en parallèle avec l'invention d'appareils ou d'instruments qui prolongent les sens humains et leur permettent d'atteindre de nouvelles limites. Les cellules ont été découvertes lorsque les microscopes ont été inventés et des microscopes à fort pouvoir grossissant sont nécessaires pour voir les structures les plus petites d'une cellule. Les appareils couramment utilisés sont le **microscope photonique** (microscope optique), le **microscope électronique à transmission (MET)**, le **microscope électronique à balayage (MEB)**, le **microscope à fluorescence**, le **microscope à effet tunnel** et le **microscope à force atomique**.

Les microscopes sont les outils de la **cytologie**, c'est-à-dire de l'étude des structures cellulaires. Toutefois la simple description ne renseigne pas sur la fonction des structures. La biologie cellulaire moderne intègre donc les informations de la cytologie et celles de la **biochimie**, c'est-à-dire l'étude des molécules et des mécanismes chimiques du métabolisme. De nombreuses photographies présentées dans ce livre, obtenues avec divers microscopes, concernent les différents types cellulaires et les structures submicroscopiques qu'ils renferment. En faisant apparaître les similarités entre cellules elles révèlent l'unité de la vie à l'échelle de l'évolution.

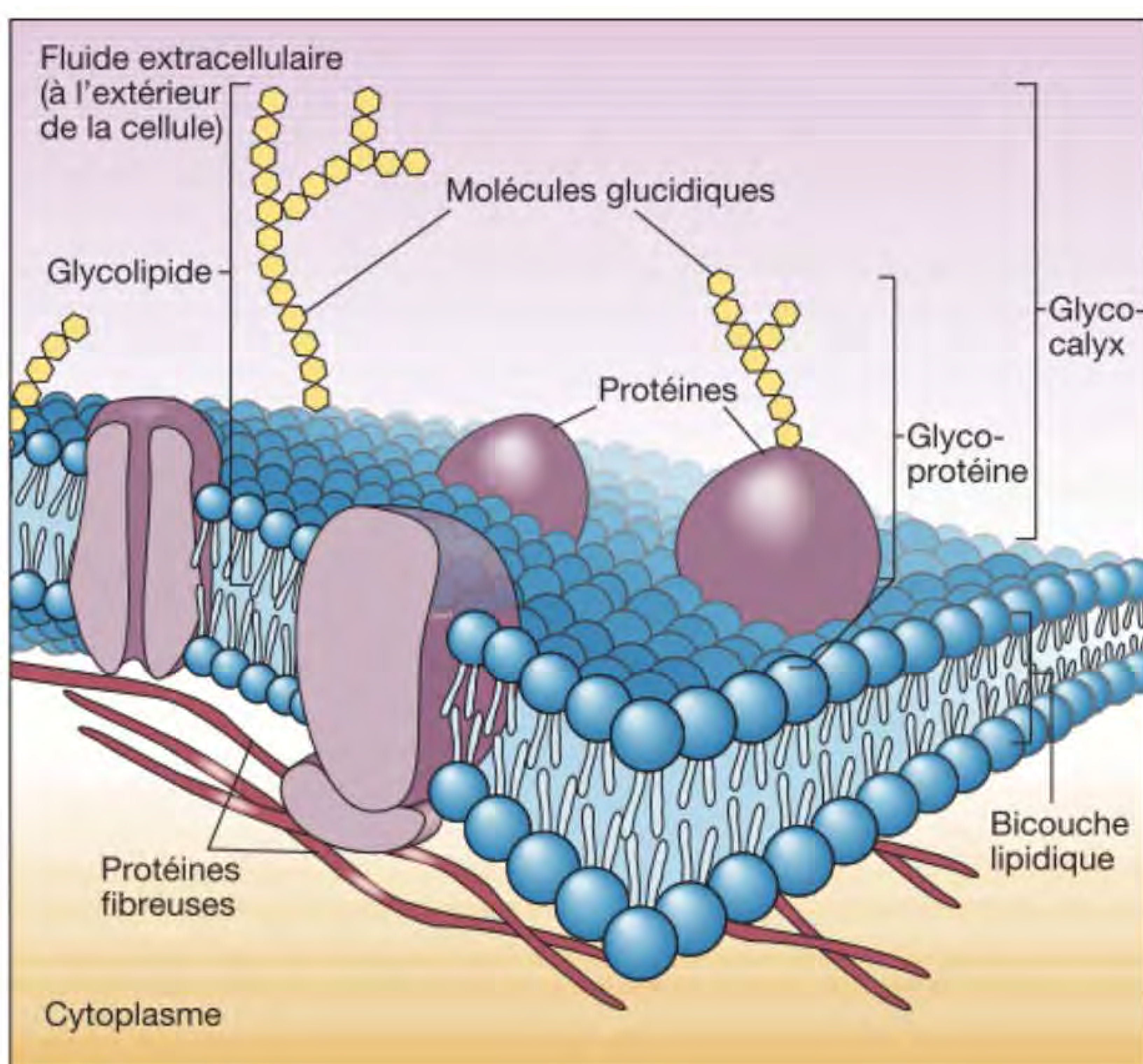



**FIGURE 2.6**

**Le glycocalyx avec glycoprotéines et glycolipides.** À noter que tous les carbohydrates (glucides) attachés sont orientés vers le milieu extracellulaire.

## Les fonctions des membranes cellulaires

Les membranes cellulaires (1) contrôlent les mouvements de substances à l'intérieur et hors de la cellule ainsi que d'une région de la cellule à une autre ; (2) séparent l'intérieur de la cellule du milieu extérieur ; (3) séparent les différents organites ; (5) fournissent une large surface au niveau de laquelle des réactions chimiques spécifiques peuvent se dérouler et (6) sont le support des récepteurs et des marqueurs spécifiques d'identification des différents types cellulaires.

La propriété de la membrane de laisser passer les substances est appelée **perméabilité sélective** (du latin *permeare* ou *per*, au travers + *meare*, passer) ; elle est essentielle au maintien d'un « état constant » à l'intérieur de la cellule. Pour comprendre comment les substances passent d'un côté à l'autre de la membrane il est indispensable de savoir comment les substances se déplacent d'un point à un autre.

### Synthèse de la section 2.3

Les principaux constituants de la membrane plasmique sont : une bicouche phospholipidique, le cholestérol, les protéines membranaires et le glycocalyx. Cette structure est la frontière externe de la cellule, elle sépare les évènements métaboliques qui se déroulent à l'intérieur de l'environnement et permet à ces évènements de se dérouler de façon organisée et contrôlée. La membrane plasmique porte des structures spécifiques impliquées dans les mouvements de substances de part et d'autre et des récepteurs qui reconnaissent des molécules externes qui peuvent altérer la fonction de la cellule.

***Si la membrane plasmique d'une cellule n'était qu'une simple couche de phospholipides, comment cela affecterait-il sa fonction ?***

## 2.4 Mouvement de part et d'autre des membranes

### Connaissances à acquérir

1. Différencier les processus par lesquels le matériel peut entrer ou sortir de la cellule au niveau de la membrane plasmique.
2. Expliquer le mouvement de l'eau par osmose.

Les molécules peuvent traverser les membranes de différentes façons, en utilisant leur propre énergie ou en relayant une source externe d'énergie. Le Tableau 2.2 résume les différentes sortes de mouvement transmembranaire et les sections qui suivent les détaillent de façon plus précise.

## Diffusion simple

Au-dessus du zéro absolu (– 273 °C) les molécules se déplacent au hasard (mouvements spontanés) des zones où elles sont fortement concentrées vers celles où elles le sont moins jusqu'à ce qu'un équilibre dynamique soit établi. Le mécanisme est une **diffusion simple** (du latin *diffundere*, répandre). La diffusion simple rend compte de la plupart des transports de substances sur courte distance qui entrent et sortent de la cellule. La Figure 2.7 montre la diffusion de molécules de sucre à partir d'un cube placé dans l'eau.


Video
Diffusion


Animation
Diffusion

## Diffusion facilitée

Les molécules polaires (non solubles dans les lipides) diffusent dans la bicouche lipidique au travers de canaux (pores) protéiques. De tels canaux offrent à des molécules spécifiques une voie de passage continue au travers de la membrane plasmique sans qu'elles n'entrent en contact avec la couche hydrophobe ou la surface polaire de la membrane.

**TABLEAU 2.2**
**DIFFÉRENTS TYPES DE MOUVEMENT AU TRAVERS DES MEMBRANES PLASMIQUES**

| TYPES DE MOUVEMENT | DESCRIPTION | EXEMPLE CHEZ LA GRENOUILLE |
|---|---|---|
| Diffusion simple | Pas d'énergie nécessaire. Les molécules descendent un gradient de concentration jusqu'à atteindre un état d'équilibre dynamique | Diffusion de l'oxygène vers le sang, au niveau des poumons. |
| Diffusion facilitée | Transporteurs protéiques qui se lient temporairement aux molécules et les aident à traverser la membrane. La diffusion peut être facilitée par des protéines-canaux. | Passage du glucose de l'intestin vers le sang |
| Osmose | Diffusion sélective de molécules d'eau au travers d'une membrane semi-perméable séparant deux milieux de concentrations différentes | Entrée des molécules d'eau dans des globules rouges placés dans un milieu très dilué |
| Filtration | Passage des protéines plasmatiques au travers de la paroi des capillaires sous l'effet d'un gradient de pression. | Passage de l'eau et des déchets dissous dans les tubules des reins lors de la formation de l'urine |
| Transport actif | Des transporteurs protéiques prennent en charge molécules et ions pour les aider à traverser les membranes à l'encontre de gradient de concentration. De l'énergie est requise. | Sortie des ions sodium des neurones du nerf sciatique par exemple (pompe sodium-potassium) |
| Endocytose | Transbordement de matériel à l'intérieur de la cellule par formation d'une vésicule. | |
| Pinocytose | Internalisation de liquide avec des substances dissoutes | Les cellules du rein pour maintenir la balance hydrique |
| Phagocytose | Internalisation de liquide avec des substances dissoutes | Les globules blancs qui ingèrent et digèrent les bactéries pathogènes toxiques |
| Endocytose médiée par des récepteurs | La liaison de molécules extracellulaires avec des récepteurs membranaires entraîne l'invagination de la membrane et le passage des molécules à l'intérieur de la cellule. | Capture de molécules de grande taille par les cellules intestinales |
| Exocytose | Le rejet de matériel hors de la cellule. Une vésicule (avec des particules) fusionne avec la membrane et expulse particules ou fluide. Phénomène inverse de l'endocytose. | Le largage de substances chimiques (neurotransmetteurs) par le nerf sciatique |

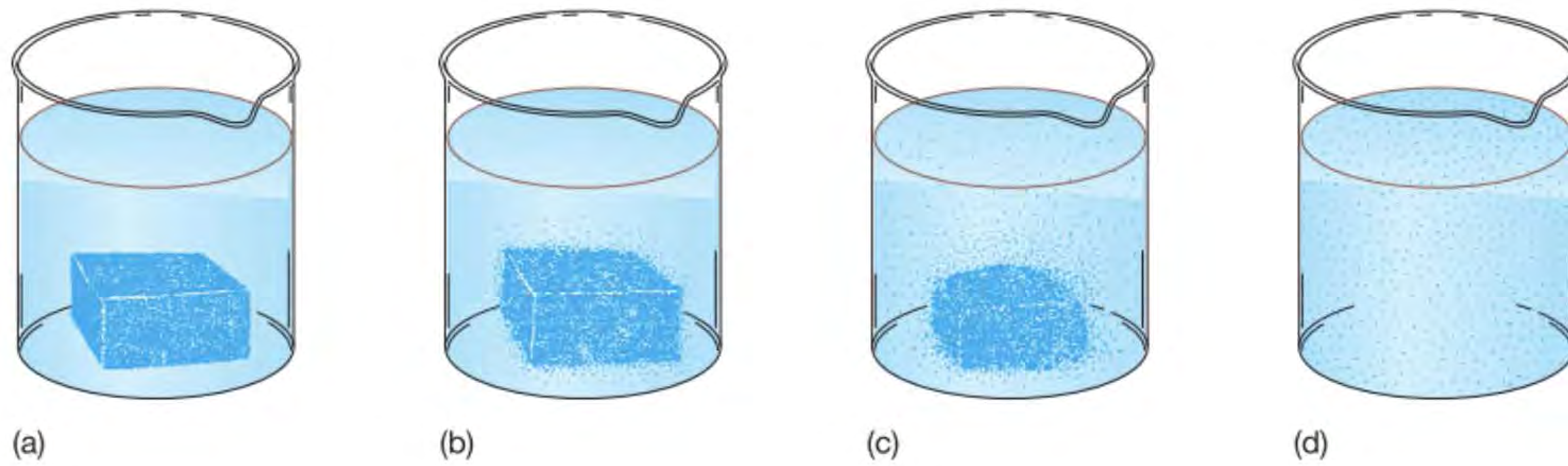



**FIGURE 2.7**

**La diffusion simple.** Quand un morceau de sucre est placé dans l'eau (*a*), il se dissout lentement (*b*) et disparaît. Quand cela arrive, les molécules de sucre diffusent de la région où elles sont le plus concentrées vers une région (*c*) où elles le sont moins. La distribution uniforme des molécules de sucre dans l'eau correspond à l'équilibre de diffusion (*d*).

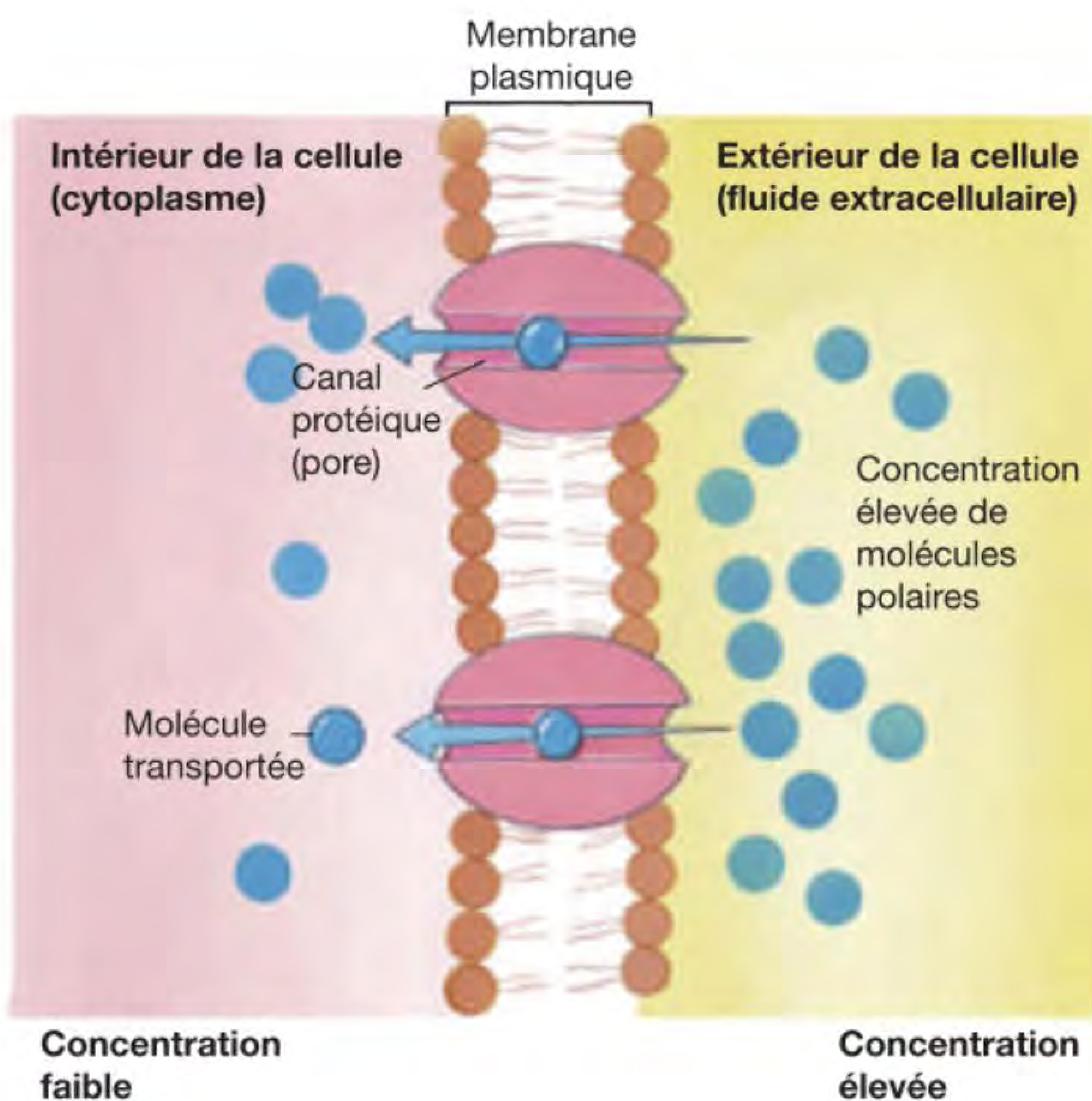



**FIGURE 2.8**

**Transport des protéines.** Les molécules peuvent traverser la membrane en empruntant la voie de canaux protéiques (pores) sans utiliser de l'énergie.

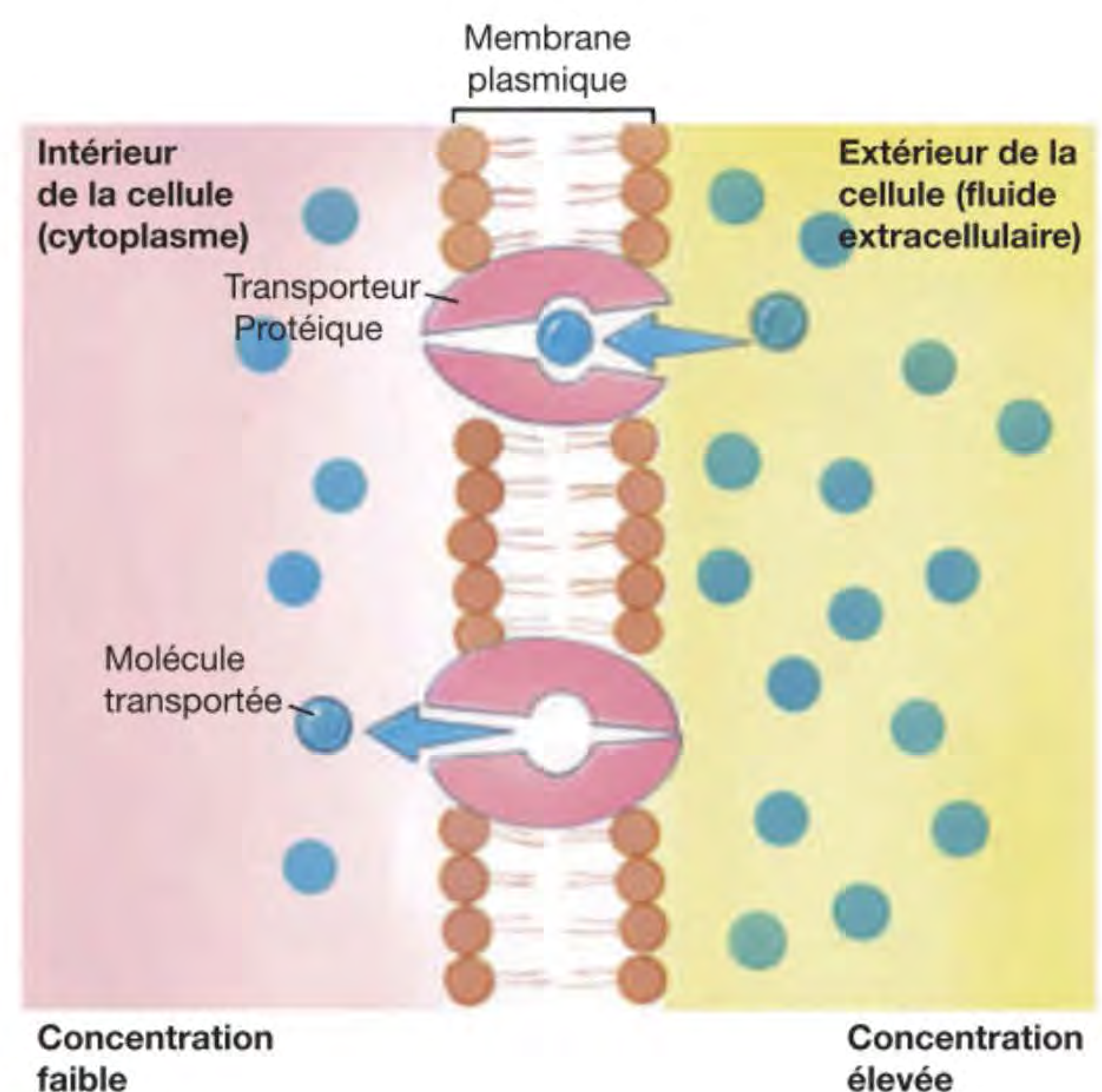



**FIGURE 2.9**

**Diffusion facilitée et transporteurs protéiques.** Quelques molécules traversent la membrane plasmique en descendant leur gradient de concentration et aidées par des transporteurs. Un transporteur oscille entre deux configurations ; le changement de forme et le passage de l'une à l'autre accompagnent le mouvement des molécules. Le taux de diffusion facilitée dépend du nombre de transporteurs disponibles présents dans la membrane et de la vitesse à laquelle ils transbordent les molécules spécifiques.

Les molécules de grande taille et celles qui ne sont pas solubles dans les lipides ont besoin d'être aidées pour traverser la membrane. Ces molécules passent ainsi par **diffusion facilitée**, qui, comme la diffusion simple, ne nécessite pas d'énergie. Pour traverser la membrane, une molécule peut temporairement être prise en charge par une protéine de transport qui la véhicule d'une zone à forte concentration vers une zone à faible concentration (Figure 2.9).




## Osmose

La diffusion de molécules d'eau au travers d'une membrane à perméabilité sélective, en fonction de son gradient de concentration, est **l'osmose** (du grec *osmos*, poussée). C'est un type spécial de diffusion mais ce n'est pour autant pas une méthode différente (Figure 2.10).

Des études récentes ont montré que l'eau, bien que molécule polaire, peut traverser une membrane mais le flux est limité. Dans les cellules vivantes celui-ci est facilité par des canaux aqueux spécialisés appelés **aquaporines.** Les aquaporines se répartissent en deux classes : celles qui sont strictement spécifiques des molécules d'eau et celles qui permettent le passage de petites molécules hydrophiles comme l'urée et le glycérol.

Le terme de **tonicité** (du grec *tonus*, tension) fait référence à la concentration relative des solutés c'est-à-dire des molécules solubles dans l'eau à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule. Les globules

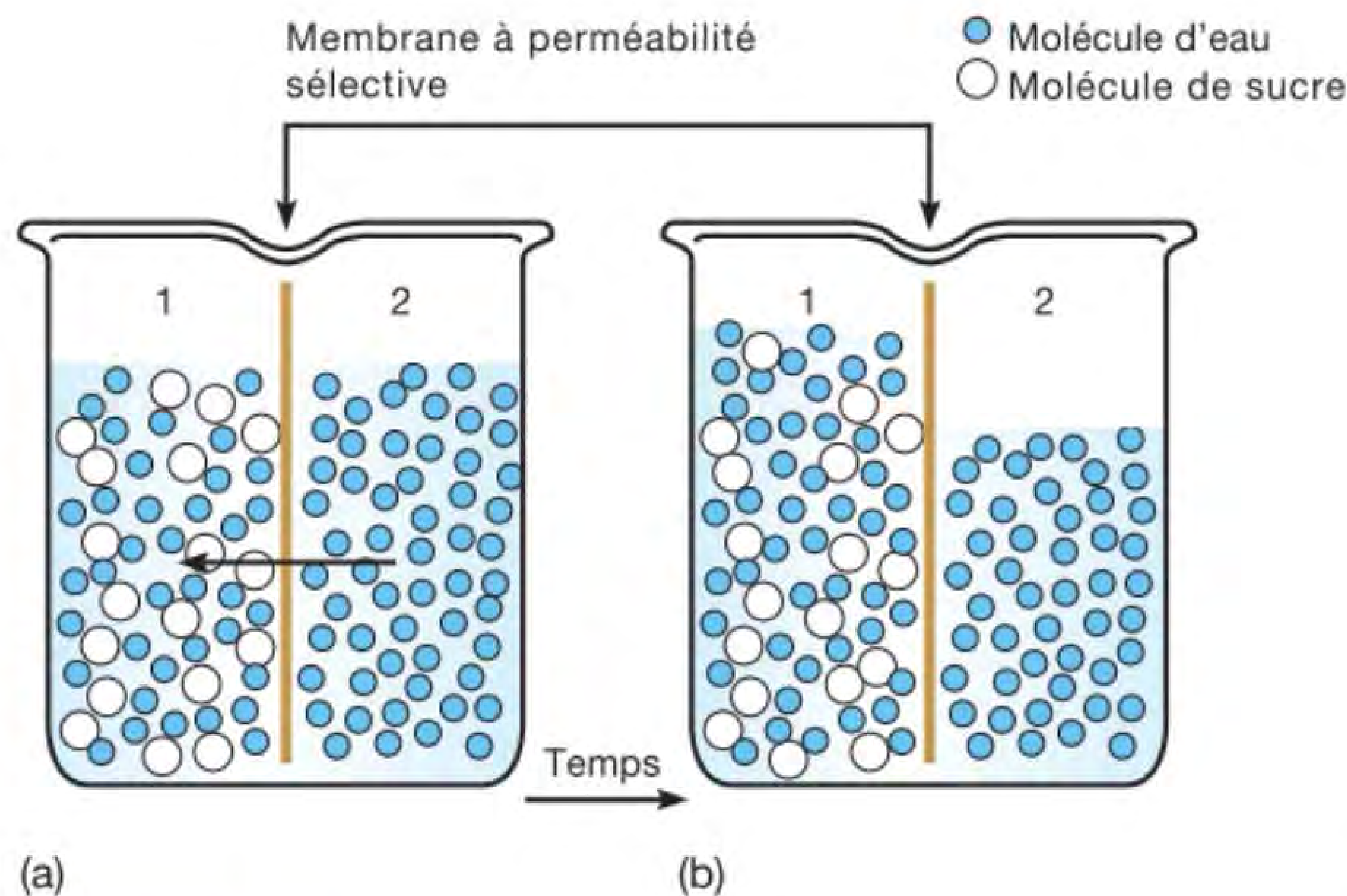



**FIGURE 2.10**

**Osmose.** (*a*) Une membrane à perméabilité sélective sépare le bécher en deux compartiments. Au départ, le compartiment 1 contient des molécules de sucre et d'eau et le compartiment 2 ne contient que des molécules d'eau. Les molécules d'eau se déplacent et descendent leur gradient de concentration (du compartiment 2 au compartiment 1) par osmose. Les molécules de sucre, de taille trop importante, ne peuvent pas traverser la membrane et restent dans le compartiment 1. (*b*) À l'équilibre osmotique, le nombre de molécules de sucre dans le compartiment 1 ne diminue pas alors que le nombre de molécules d'eau a augmenté.

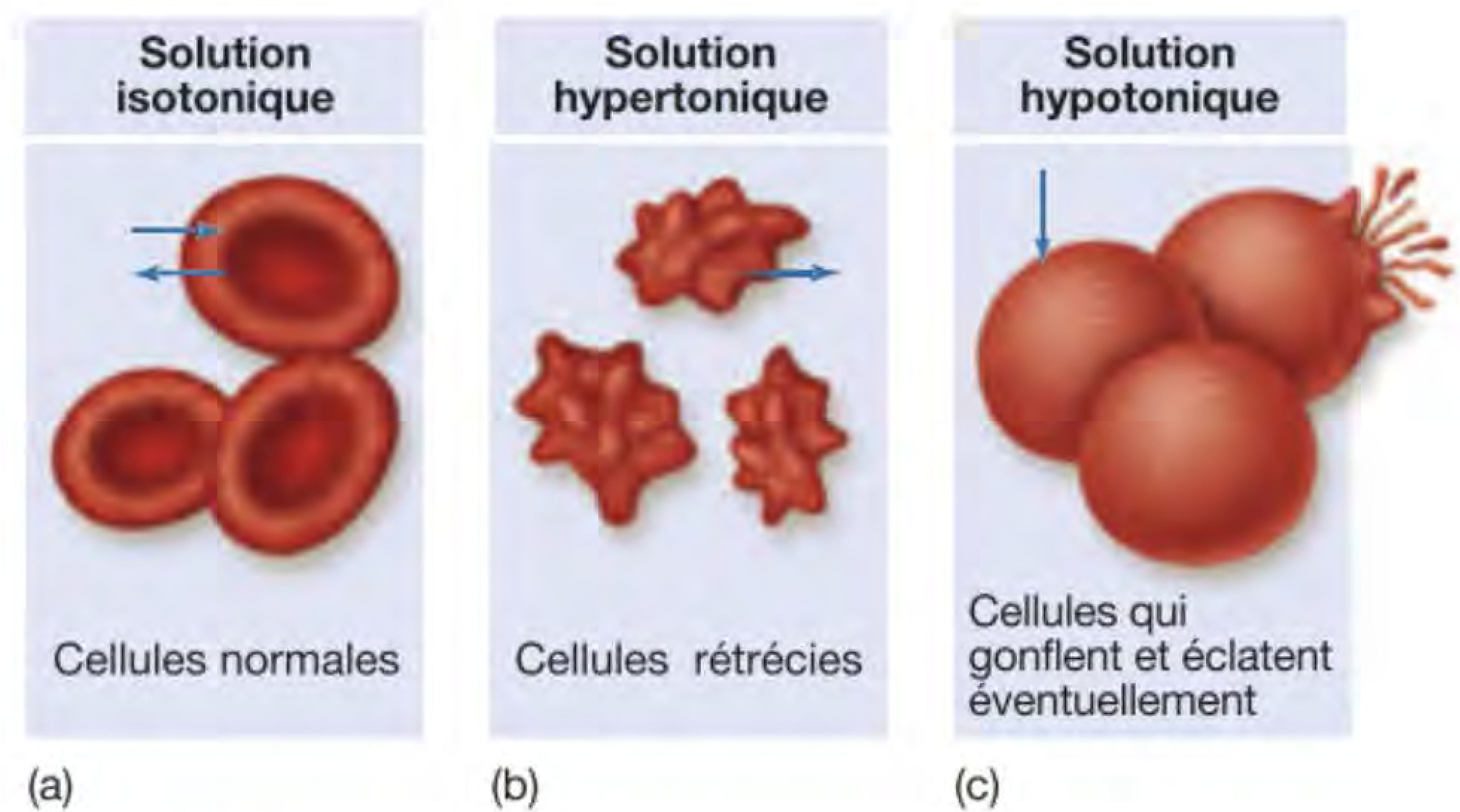



**FIGURE 2.11**

**Effet de la concentration saline sur les volumes cellulaires.** (*a*) Une solution isotonique avec même concentration saline dans et hors de la cellule n'a aucun effet sur la taille des globules rouges. (*b*) Une solution hypertonique (forte concentration saline) entraîne une perte d'eau des cellules qui se rétrécissent. (*c*) Une solution hypotonique (faible concentration saline) provoque une entrée d'eau dans les cellules qui gonflent. Les flèches indiquent la direction des mouvements d'eau.

rouges, placés dans différentes solutions, sont pris en exemples (Fig. 2.11). Dans une solution **isotonique** (du grec *isos*, égal + *tonus*, tension), la concentration des solutés est la même à l'intérieur et à l'extérieur des cellules (Figure 2.11*a*). La concentration (la quantité de molécules d'eau) est également la même. Les molécules d'eau traversent la membrane dans les deux sens et à la même vitesse. Il n'y a donc pas de flux net d'eau dans un sens ou dans l'autre.

Dans une solution **hypertonique** (du grec *hyper*, au-dessus), la concentration des solutés est plus élevée à l'extérieur des globules rouges qu'à l'intérieur. Parce que la concentration des molécules d'eau est plus importante à l'intérieur des cellules, l'eau quitte la cellule qui se rétrécit (Figure 2.11*b*). Cet aspect est désigné sous le nom de crénelure dans le cas des cellules sanguines (nom plus général = plasmolyse, N.d.T.).

**Animation** Osmose

Dans une solution **hypotonique** (du grec *hypo*, au-dessous), les conditions sont inverses. La concentration des molécules d'eau est plus importante à l'extérieur de la cellule qu'à l'intérieur. L'eau entre donc dans la cellule qui gonfle et peut éclater (Figure 11*c*).

**Video** Osmose

## Filtration

C'est le mécanisme qui utilise la pression hydrostatique (ou une force extérieure comme la pression du sang) pour assurer le passage sélectif de petites molécules au travers de membranes perméables. Par exemple, dans le corps d'un animal comme la grenouille, la pression exercée par le sang permet la filtration de l'eau et des molécules dissoutes au travers de la paroi des capillaires (Figure 2.12). Les molécules de grande taille, comme les protéines, ne peuvent pas traverser les membranes par filtration. La filtration est le mécanisme mis en jeu au niveau des reins et assure le passage de l'eau et des molécules de déchets dissoutes, des vaisseaux sanguins à la lumière des néphrons, dans la première étape de la formation de l'urine.

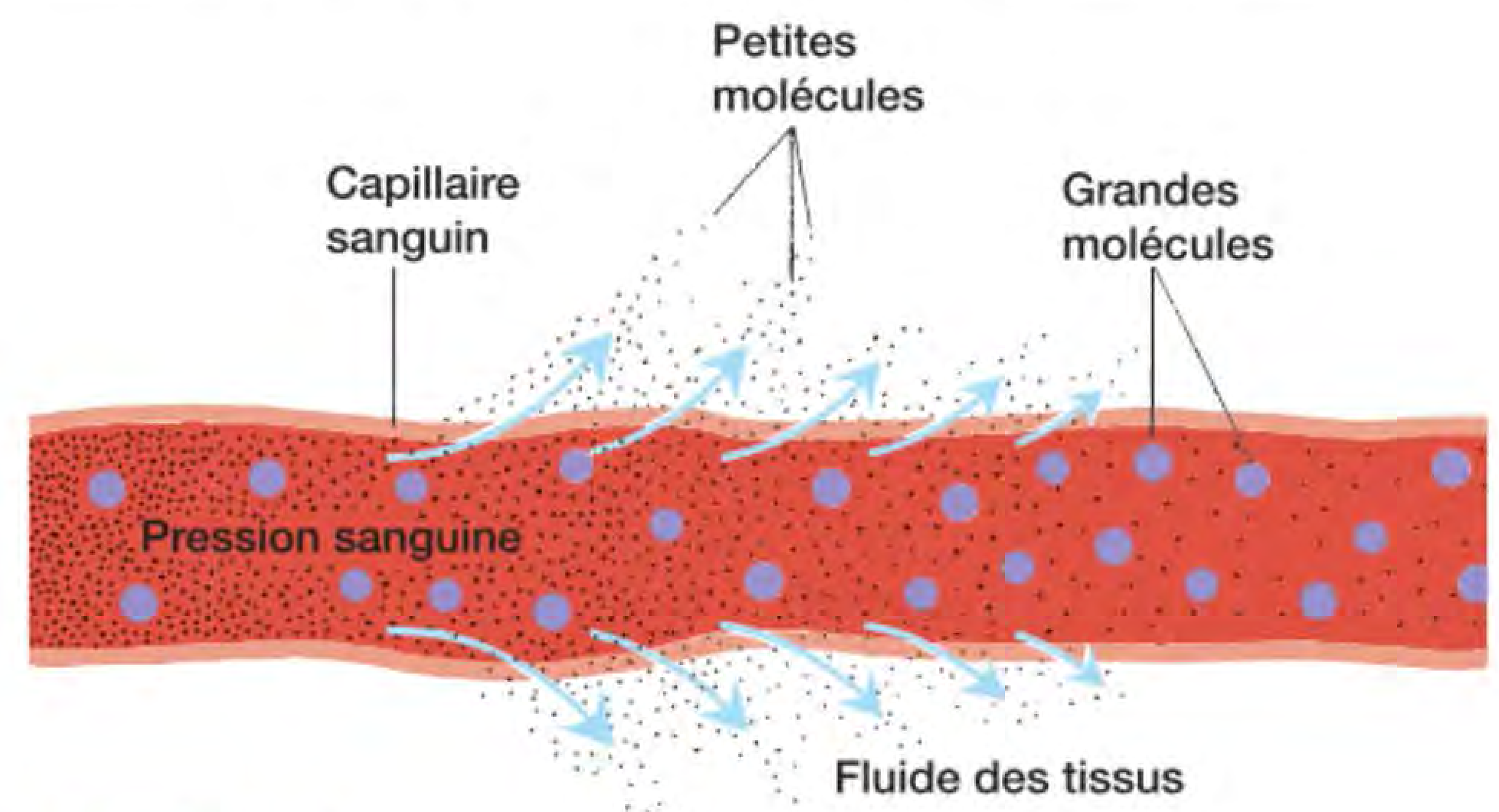



**FIGURE 2.12**

**Filtration.** La forte pression sanguine dans les capillaires force les petites molécules à traverser la paroi du capillaire. Les molécules de grande taille ne peuvent pas passer par les petites ouvertures de la paroi et restent dans le capillaire. Les flèches indiquent le mouvement des petites molécules.

## Transport actif

Dans le **transport actif,** le déplacement des molécules, à travers une membrane à perméabilité sélective, se réalise à l'encontre de leur gradient de concentration, c'est-à-dire d'une zone à faible concentration vers une zone de plus forte concentration. Le mouvement nécessite l'énergie de l'ATP.

Le transport actif est comparable à la diffusion facilitée mais la différence essentielle tient à ce que les transporteurs protéiques membranaires mis en jeu ont besoin d'énergie pour fonctionner (Figure 2.13). Ces transporteurs sont des **uniports** s'ils ne transportent qu'un seul type de molécule ou d'ion, des **symports** si le transport concerne deux molécules ou deux ions véhiculés dans la même direction, des **antiports** s'ils le sont dans des directions opposées.

La pompe sodium-potassium est le mécanisme de transport actif qui assure le maintien, à l'intérieur du neurone, de concentrations élevées de potassium et de concentrations faibles de sodium, nécessaires pour la transmission des impulsions électriques. La pompe calcium est un autre exemple. Son fonctionnement limite

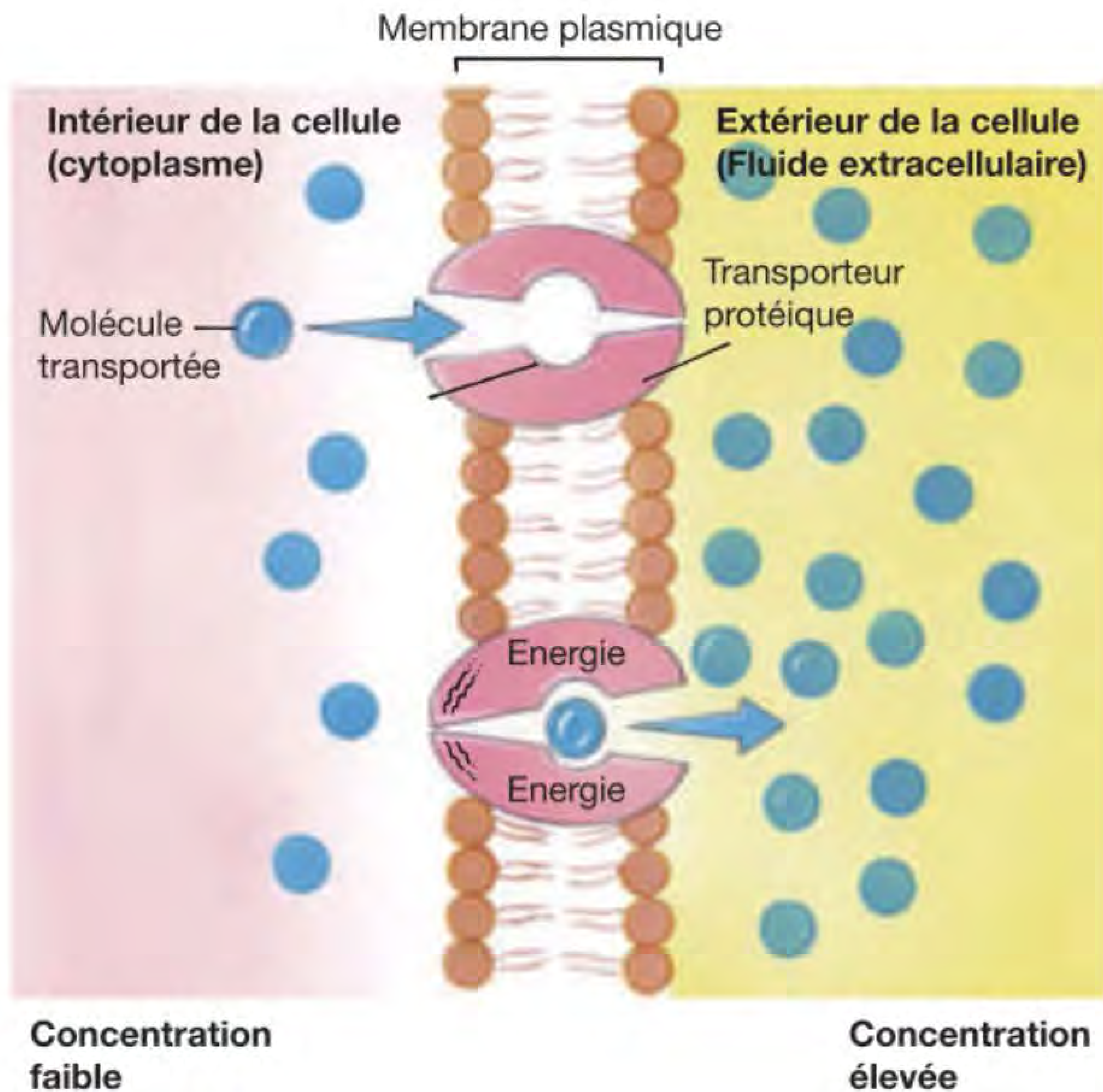



**FIGURE 2.13**

**Transport actif.** La molécule traverse la membrane en se liant à un transporteur dont elle modifie la configuration. Cette modification et de l'énergie fournie par l'ATP permettent à la molécule de se déplacer contre son gradient de concentration.

la calcémie intracellulaire à une valeur très faible, plus de cent fois inférieure à celle du milieu extracellulaire.


**Animation** Pompe sodium-potassium

## Transport de masse

Les grandes molécules ne peuvent pas être transportées au travers de la membrane par les mécanismes décrits précédemment. L'endocytose et l'exocytose sont les phénomènes impliqués dans le transport de masse à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule, respectivement (« masse » car beaucoup de molécules transitent simultanément de cette façon).


**Animation** Endocytose et exocytose

Dans l'endocytose (du grec *endon*, dans, à l'intérieur) la membrane plasmique enveloppe des grandes particules et des molécules dans des vésicules (Figure 2.14). Trois formes principales d'endocytose sont connues : la pinocytose, la phagocytose et l'endocytose médiée par des récepteurs.

La **pinocytose** (du grec *pinein*, boire + *cyto*, cellule) est la capture non spécifique de petites gouttelettes de fluide extracellulaire. La **phagocytose** (du grec *phagein*, manger + *cyto*, cell) est comparable à la pinocytose à ceci près que le matériel prélevé est solide plutôt que liquide. **L'endocytose à récepteurs** implique un récepteur protéique spécifique ancré dans la membrane qui reconnaît et se lie à une molécule extracellulaire. L'interaction stimule l'invagination de la membrane puis l'isolement d'une vésicule qui renferme la molécule sélectionnée.

Dans le processus d'**exocytose** (du grec exo, extérieur), les vésicules de sécrétion fusionnent avec la membrane plasmique et relarguent leur contenu dans le milieu environnant (Figure 2.14). À l'issue du processus, du nouveau matériel membranaire remplace la portion de membrane perdue lors de l'exocytose.

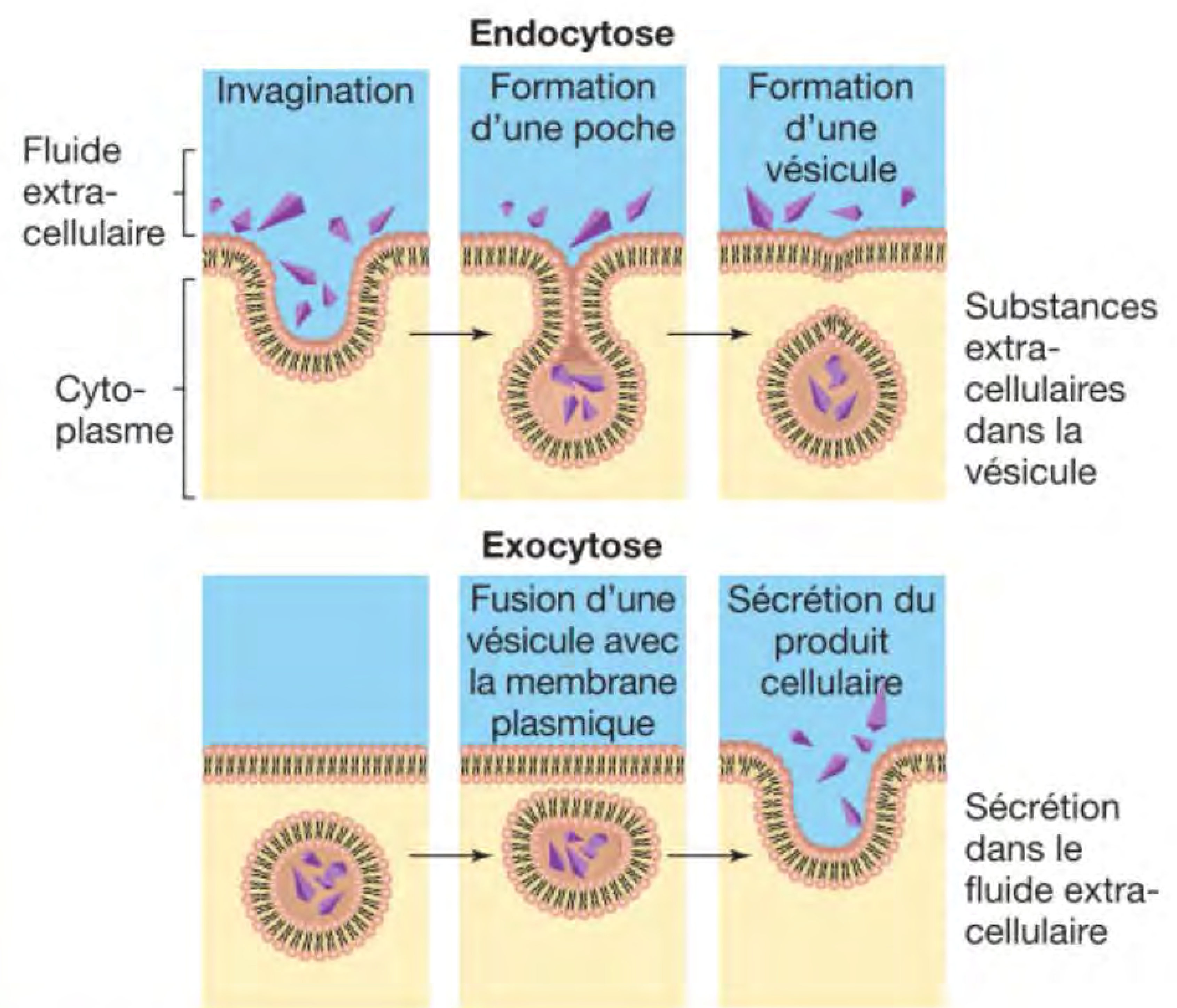



**FIGURE 2.14**

**Endocytose et Exocytose.** Endocytose et exocytose assurent le transport en masse de molécules à l'intérieur et hors de la cellule.

### Synthèse de la section 2.4

Les différents processus par lesquels la matière est déplacée vers l'intérieur ou l'extérieur de la cellule au niveau de la membrane plasmique comprennent : la diffusion simple, la diffusion facilitée, l'osmose, la filtration, le transport actif, le transport vésiculaire de masse, l'endocytose, l'exocytose (pinocytose, phagocytose et endocytose médiée par des récepteurs). L'eau traverse la membrane par des aquaporines en réponse à des différences dans les concentrations de solutés à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule. Ce type de transport est l'osmose.

***Dans le cas de médicaments administrés par injection intraveineuse (IV), quelle doit être la concentration des solutés dans la solution utilisée, par rapport aux globules rouges ?***

# 2.5 Cytoplasme, organites et composants cellulaires

### Compétences à acquérir

1. Établir la relation entre la structure des organites majeures de la cellule et leur fonction.
2. Expliquer la fonction du cytosquelette en tant que squelette de la cellule.

Les fonctions cellulaires dépendent de l'activité des structures spécifiques que sont les organites. Ces derniers compartimentent les activités cellulaires, les optimisant tout en protégeant les contenus de la cellule des stress chimiques. Les organites permettent aux cellules de sécréter des substances variées, d'extraire l'énergie des nutriments, de dégrader les débris et les substances toxiques et de se reproduire. Le


**Video** Organites cellulaires

**TABLEAU 2.3**
**Structure et fonction des composants de la cellule eucaryote**

| COMPOSANTS | STRUCTURE/ DESCRIPTION | FONCTION |
|---|---|---|
| Centriole | Localisé dans le centre organisateur des microtubules ; contient neuf triplets de microtubules | Forme le corpuscule basal des cils et flagelles ; participe à la mise en place du fuseau mitotique |
| Chloroplaste | Contient de la chlorophylle ; est impliqué dans la photosynthèse | Capture, transforme et utilise l'énergie lumineuse pour convertir le $CO_2$ et l'eau en glucose et oxygène |
| Chromosome | Composé d'ADN et de protéines | Contrôle l'hérédité et les activités cellulaires |
| Cils, flagelles | Structures allongées qui ressemblent à des fils | Déplacement des petites particules à la surface des cellules fixées ; structures locomotrices de certaines cellules |
| Cytomembrane (système) | Réticulum endoplasmique, appareil de Golgi vacuoles, vésicules | Fonctionne comme un système qui modifie, emballe et distribue les protéines et lipides nouvellement synthétisés |
| Cytoplasme | Semifluide limité par la membrane plasmique ; comprend le cytosol, les organites et d'autres structures | Dissout les substances ; répartit les organites et les vésicules |
| Cytosquelette | Microfilaments et microtubules interconnectés ; charpente cellulaire flexible | Participe au mouvement cellulaire ; fournit des supports ; site de liaison d'enzymes spécifiques |
| Cytosol | Partie fluide du cytoplasme, limitée par la membrane plasmique et située autour du noyau | Héberge les organites ; milieu où se déroulent les réactions du métabolisme |
| Réticulum endoplasmique | Système membranaire qui s'étend de la membrane plasmique à l'enveloppe nucléaire | Stockage et transport interne ; le RE rugueux est le site d'attachement des ribosomes ; le RE lisse est le lieu de synthèse des lipides |
| Golgi (Appareil de) | Empilements de disques membranaires | Tri, empaquetage et contrôle de la destinée des produits synthétisés |
| Lysosome | Organite limité par une membrane | Digestion intracellulaire de matériel divers |
| Membrane plasmique | Bicouche limitante de la cellule, composée de protéines, cholestérol et phospholipides | Protection ; contrôle les échanges de substances ; reconnaissance intercellulaire |
| Microbodies | Vésicules qui contiennent des enzymes catalysant, notamment, des réactions d'oxydation (ex : peroxysomes) | Activités chimiques particulières |
| Microfilament | Structure en forme de baguette contenant de l'actine (protéine) | Support structural et rôle dans les mouvements cellulaires |
| Microtubule | Structure cylindrique, allongée, creuse | Mouvement des cils, des flagelles et des chromosomes ; système de transport |
| Microtubule (centre organisateur) | Matériel cytoplasmique qui contient les centrioles | Site cytoplasmique d'origine des microtubules assurant différentes fonctions dans le cytosquelette |
| Mitochondrie | Organite délimité par un double système membranaire formant des replis | Conversion de l'énergie en une forme utilisable |
| Noyau | Structure sphérique limitée par une enveloppe ; contient le nucléole et l'ADN | Contrôle le programme génétique de la cellule et les activités métaboliques |
| Nucléole | Masse arrondie dans le noyau ; contient de l'ARN et des protéines | Site de pré-assemblage des ribosomes |
| Ribosome | Est composé d'ARN et de protéines ; certains sont libres, d'autres attachés au RE | Site de synthèse des protéines |
| Vacuole | Forme de sac dans le cytoplasme, souvent de grande taille, limitée par une membrane | Site de stockage de nourriture ou d'autres composants ; peut aussi pomper l'eau hors de la cellule (vacuole contractile) |
| Vaults | Ribonucléoprotéines cytoplasmiques structurées en tonnelets de forme octogonale | S'arriment aux pores nucléaires, se chargent de molécules synthétisées dans le noyau et les délivrent à différents endroits de la cellule |
| Vésicule | Sac de petite taille, limité par une membrane et contenant des enzymes ou des produits de sécrétion | Site de digestion intracellulaire, de stockage ou de transport |

Tableau 2.3. résume les informations concernant la structure et la fonction de ces organites. Les sections qui suivent les reprennent de façon plus détaillée.

## Cytoplasme

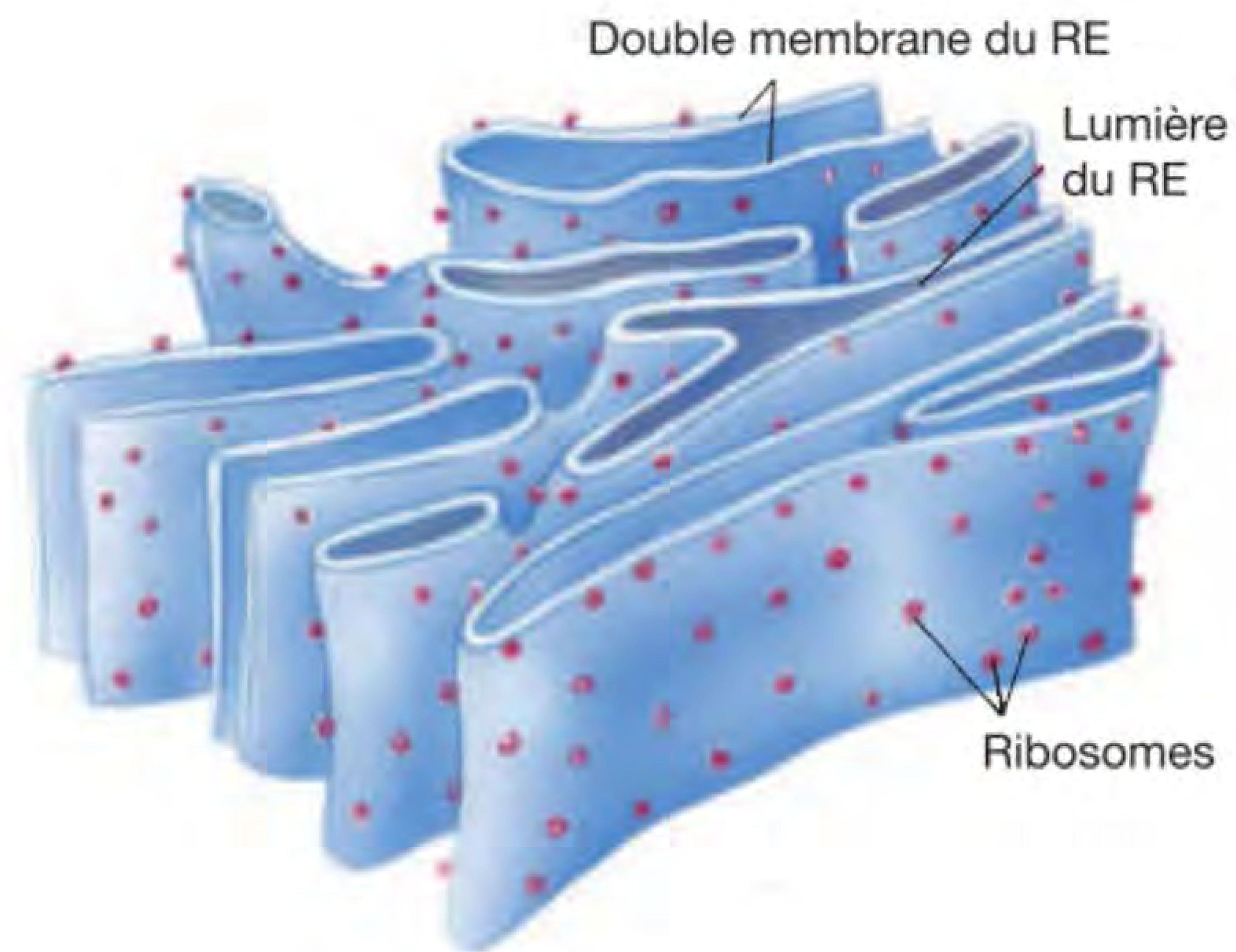
Il comprend deux parties distinctes : (1) Le **système cytomembranaire** avec des structures bien définies comme le réticulum endoplasmique, l'appareil de Golgi, les vacuoles et les vésicules. (2) Le **cytosol** fluide dans lequel sont suspendues les structures du système cytomembranaire et qui contient différentes molécules solubilisées.

## Ribosomes : ateliers de fabrication des protéines

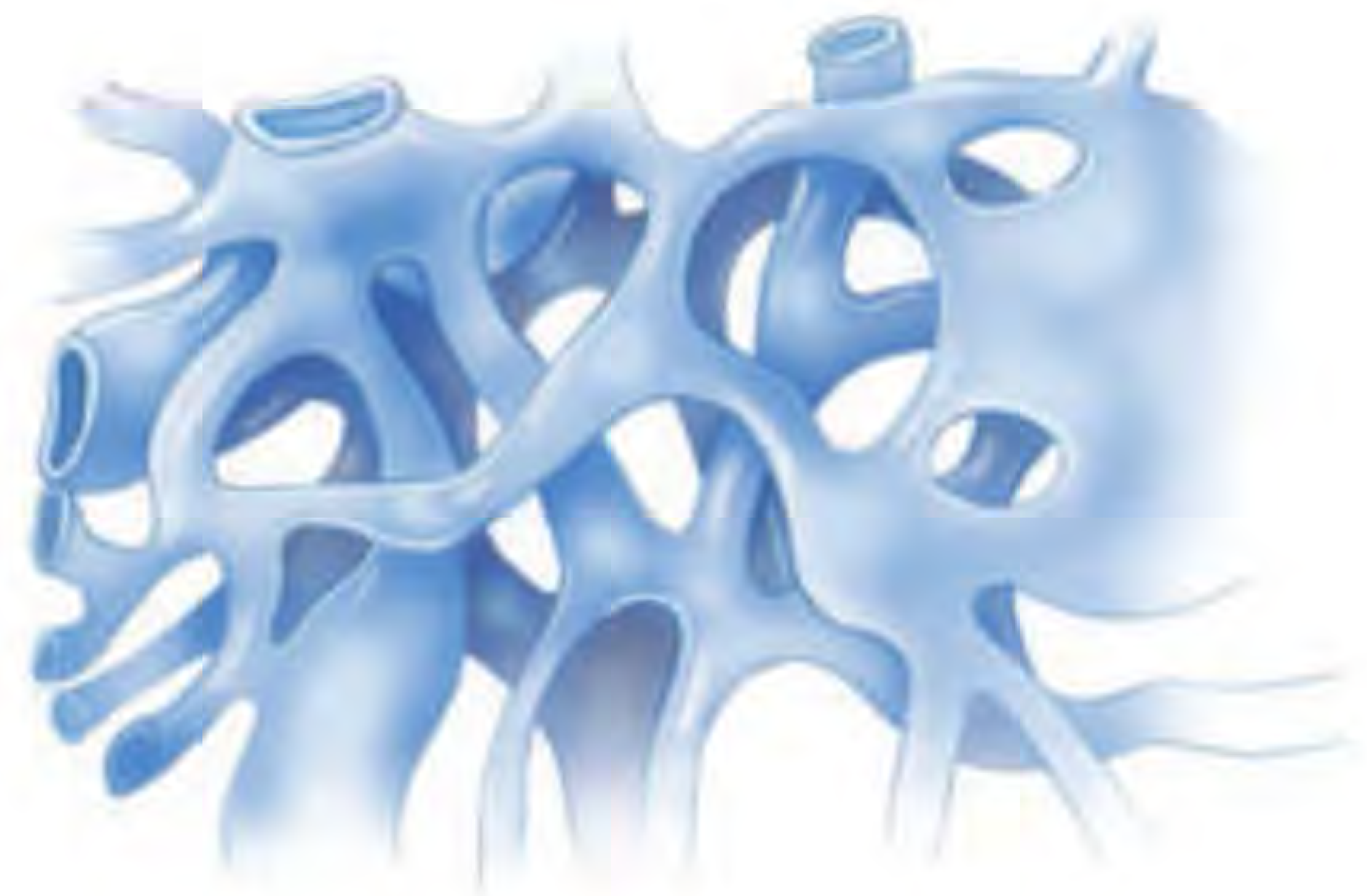
Les ribosomes sont des structures non limitées par une membrane, sites de synthèse des protéines. Ils sont formés de quantités à peu près équivalentes de protéines et d'une catégorie spécifique d'acide ribonucléique, l'ARN ribosomal (ARNr). Certains ribosomes sont fixés à la membrane du réticulum (voir section suivante), d'autres flottent librement dans le cytoplasme. Libres ou fixés ils sont agencés en groupes, reliés entre eux par une molécule d'ARN messager (ARNm). Ces regroupements portent le nom de polyribosomes ou polysomes (voir fig. 2.2).

## Réticulum endoplasmique : production et transport

Le réticulum endoplasmique (RE) est un labyrinthe complexe de feuillets aplatis, sacs, tubules, limités par une membrane et réparti dans tout le cytoplasme. Il est continu de l'enveloppe nucléaire à la membrane plasmique (voir fig. 2.2) et forme un réseau de canaux qui assure la circulation de substances diverses au travers du cytoplasme. C'est aussi une unité de stockage pour les enzymes et d'autres protéines et un point d'attachement des ribosomes. Le RE avec ribosomes fixés est le RE rugueux (Figure 2.15*a*), le RE qui n'en a pas est qualifié de lisse (Figure 2.15*b*). Le RE lisse est le site de production des lipides, de détoxification de nombreuses molécules organiques et de stockage des ions calcium dans les cellules musculaires. La plupart des cellules renferment les deux types de réticulum, dans des proportions relatives différentes.




(a) Réticulum endoplasmique rugueux



(b) Réticulum endoplasmique lisse (aucune légende)

**FIGURE 2.15**

**Réticulum endoplasmique (RE).** (*a*) Ribosomes qui habillent le réticulum endoplasmique rugueux. Noter la double membrane et la lumière (espace) qu'elle délimite. (*b*) RE endoplasmique lisse dépourvu de ribosomes.

## Appareil de Golgi : emballage, tri et sécrétion

L'appareil ou complexe de Golgi (du nom de Camillo Golgi qui l'a découvert en 1898) est un ensemble de structures membranaires cytoplasmiques, physiquement et fonctionnellement associé au RE (Figure 2.16*a*, voir aussi Figure 2.2). Il est composé d'empilements de citernes aplatis ou saccules (N.d.T.) (citerne, espace clos servant de réservoir de fluide). L'appareil de Golgi assure le tri, l'emballage et la sécrétion des protéines et des lipides.

Les protéines synthétisées par les ribosomes sont rassemblées dans des vésicules de transfert ou de transition émises par le RE et qui fusionnent avec l'appareil de Golgi (Figure 2.16*b*). Dans ce dernier elles sont concentrées et chimiquement modifiées. Les modifications sont des marques qui permettent de les séparer, les trier en vue de les diriger vers des destinations différentes. Les protéines sont emballées dans des vésicules de sécrétion, lâchées dans le cytoplasme, au voisinage de la membrane plasmique. Les vésicules qui l'atteignent, fusionnent avec elle et rejettent leur contenu à l'extérieur de la cellule, par exocytose. L'appareil de Golgi est plus développé dans les cellules sécrétrices (par exemple, les cellules pancréatiques qui déversent les enzymes digestives et les cellules nerveuses qui relarguent des neurotransmetteurs). Comme cela est précisé dans la section qui suit, l'appareil de Golgi est aussi à l'origine des lysosomes.

## Lysosomes : digestion et dégradation

Les lysosomes (du grec *lyso*, dissolution + *soma*, corps) sont des organites sphériques, limités par une membrane, contenant des enzymes appelées hydrolases acides et qui sont capables d'assurer la digestion de molécules organiques (lipides, protéines, acides nucléiques et polysaccharides) à pH acide. Les enzymes sont synthétisées dans le RE, transférées dans le Golgi où elles subissent une maturation puis sécrétées dans des vésicules qui forment les lysosomes

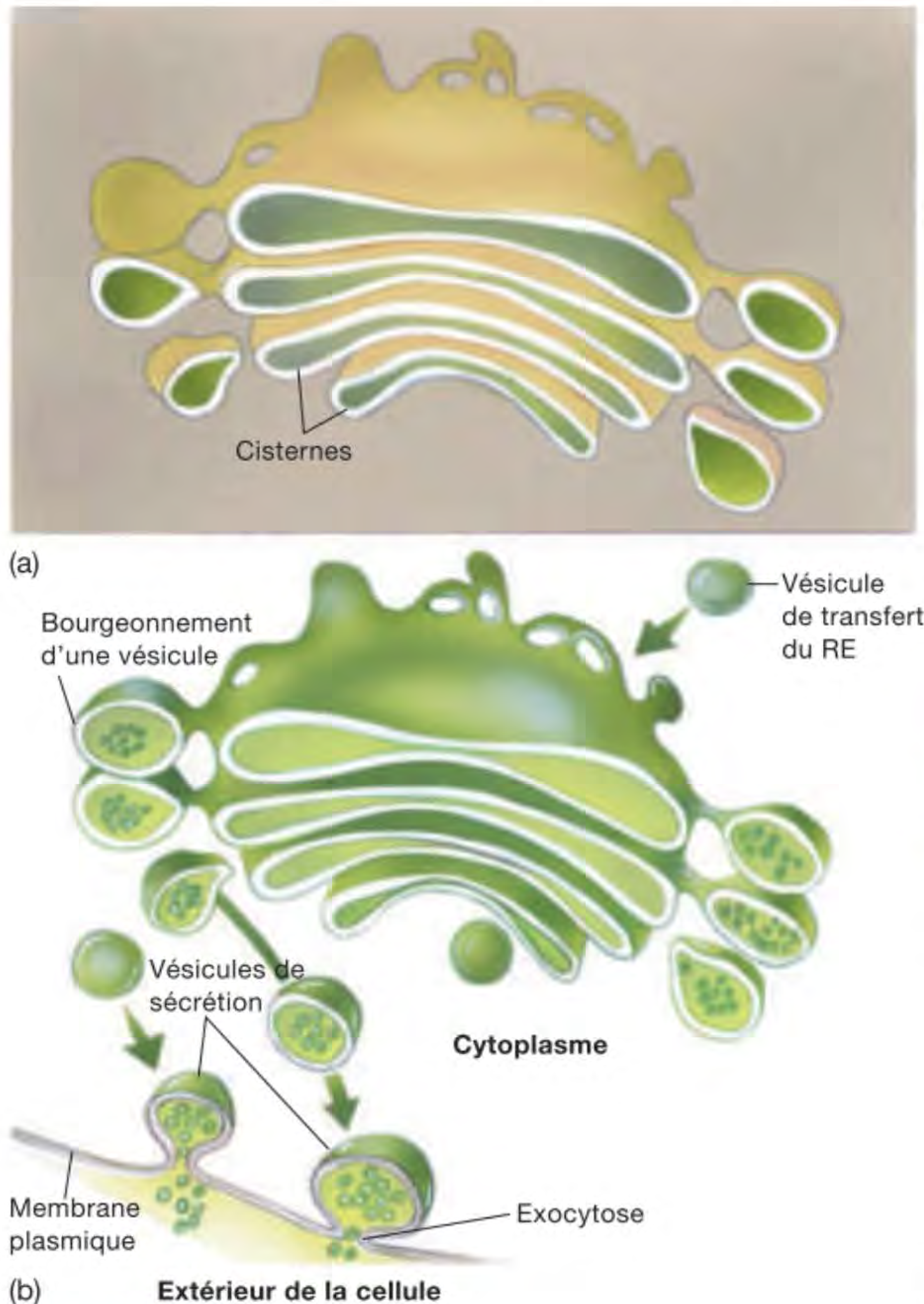



**FIGURE 2.16**

**Appareil de Golgi.** (*a*) L'appareil de Golgi consiste en un empilement de citernes. Noter la forme incurvée des citernes. (*b*) Le Golgi stocke, tri, emballe et sécrète les produits de la cellule. Les vésicules de sécrétion migrent de l'appareil de Golgi à la membrane plasmique avec laquelle elles fusionnent, larguant, par exocytose, leur contenu dans le milieu extracellulaire.

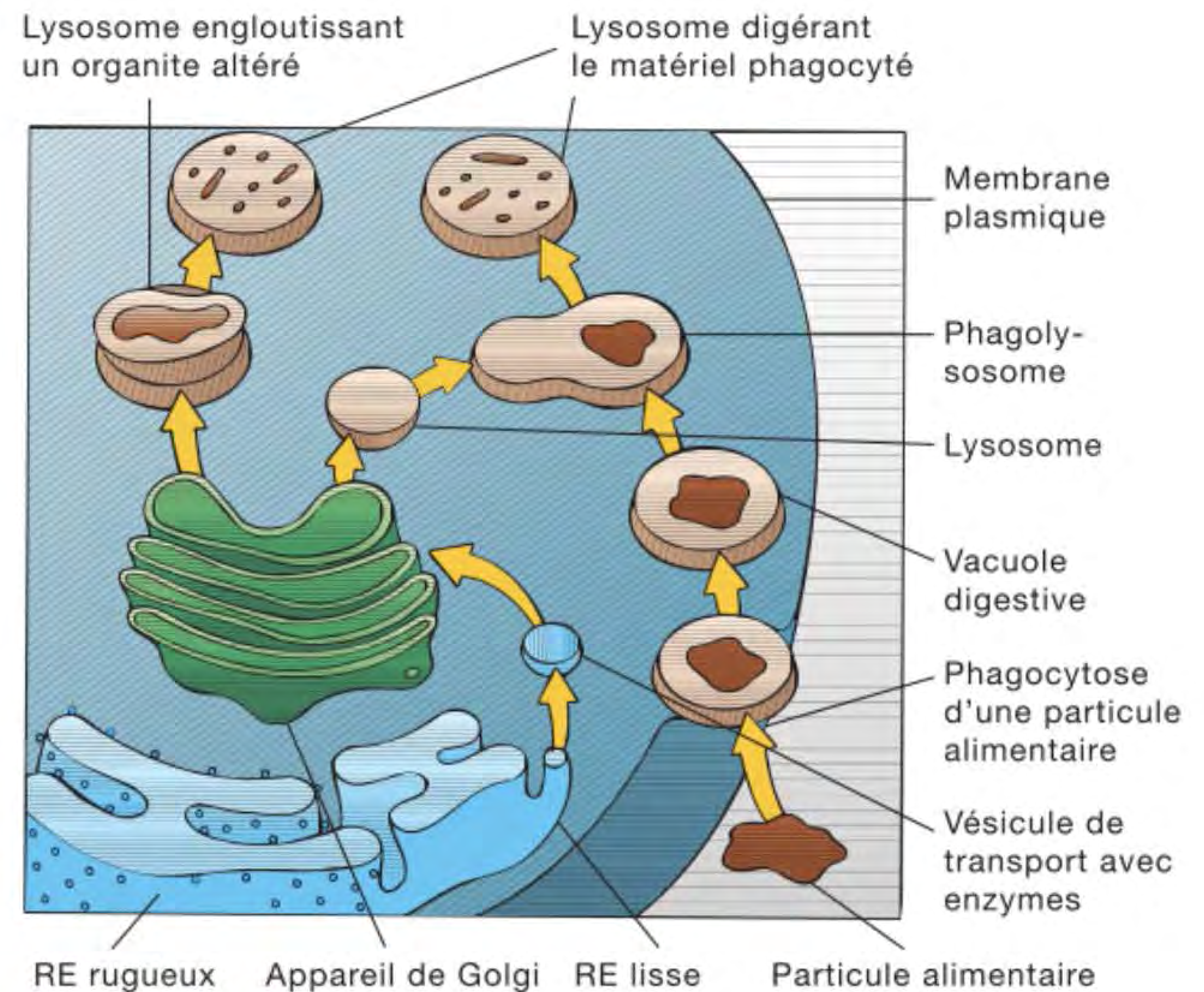



**FIGURE 2.17**

**Formation et fonction du lysosome.** Les lysosomes émergent de l'appareil de Golgi et fusionnent avec des vésicules qui ont séquestré du matériel étranger pour former des vésicules digestives (phagolysosomes). Ces vésicules interviennent normalement dans le recyclage des constituants cellulaires.

ou qui fusionnent avec les lysosomes (Figure 2.17). Les lysosomes fusionnent avec les phagosomes (vésicules de phagocytose) et y déversent leur contenu enzymatique.




## Microbodies : une catégorie diversifiée d'organites

Les cellules eucaryotes contiennent une variété de vésicules, limitées par une membrane, renfermant des enzymes spécifiques et désignées sous le terme général de microbodies. La répartition des enzymes dans les organites de ce type permet aux cellules eucaryotes d'organiser leur métabolisme.

Le peroxysome en est un exemple. Ses enzymes catalysent le retrait d'électrons et des atomes d'hydrogène associés de substrats comme les peroxydes d'hydrogène. Si ces enzymes n'étaient pas ainsi séquestrées dans des vésicules, elles perturberaient les voies métaboliques. Le peroxyde d'hydrogène est un composé dangereux en raison de sa forte réactivité chimique. La catalase, enzyme principale des peroxysomes, le convertit en eau et oxygène, tous deux bénéfiques pour la cellule.

## Mitochondries : des générateurs de puissance

Les mitochondries sont des organites sphériques ou allongés, limités par un double système membranaire. Un espace étroit sépare les membranes externe et interne. La membrane interne forme de nombreux replis auxquels on donne le nom de crêtes (Figure 2.18). Les crêtes augmentent la surface au niveau de laquelle se déroulent les réactions de conversion de l'énergie en une forme utilisable (ATP) par la cellule. L'espace entre les crêtes est la matrice mitochondriale. Elle renferme des ribosomes, de l'ADN circulaire et d'autre matériel. En raison du rôle énergétique qu'elles jouent les mitochondries sont considérées comme les centrales énergétiques de la cellule et sont souvent appelées « générateurs de puissance ». Leur nombre s'accroît lorsque la cellule a besoin de plus d'énergie.

## Cytosquelette : microtubules, filaments intermédiaires et microfilaments

Dans la plupart des cellules, les microtubules, les filaments intermédiaires et les microfilaments forment l'ossature flexible de la cellule connue sous le nom de cytosquelette (squelette de la cellule) (Figure 2.19). Il s'étend dans tout le cytoplasme et met en relation les différents organites et autres composants cellulaires.

Les microtubules des cellules animales se présentent comme des structures cylindriques, allongées et creuses. Chaque microtubule comprend des sous-unités composées de protéines globulaires,

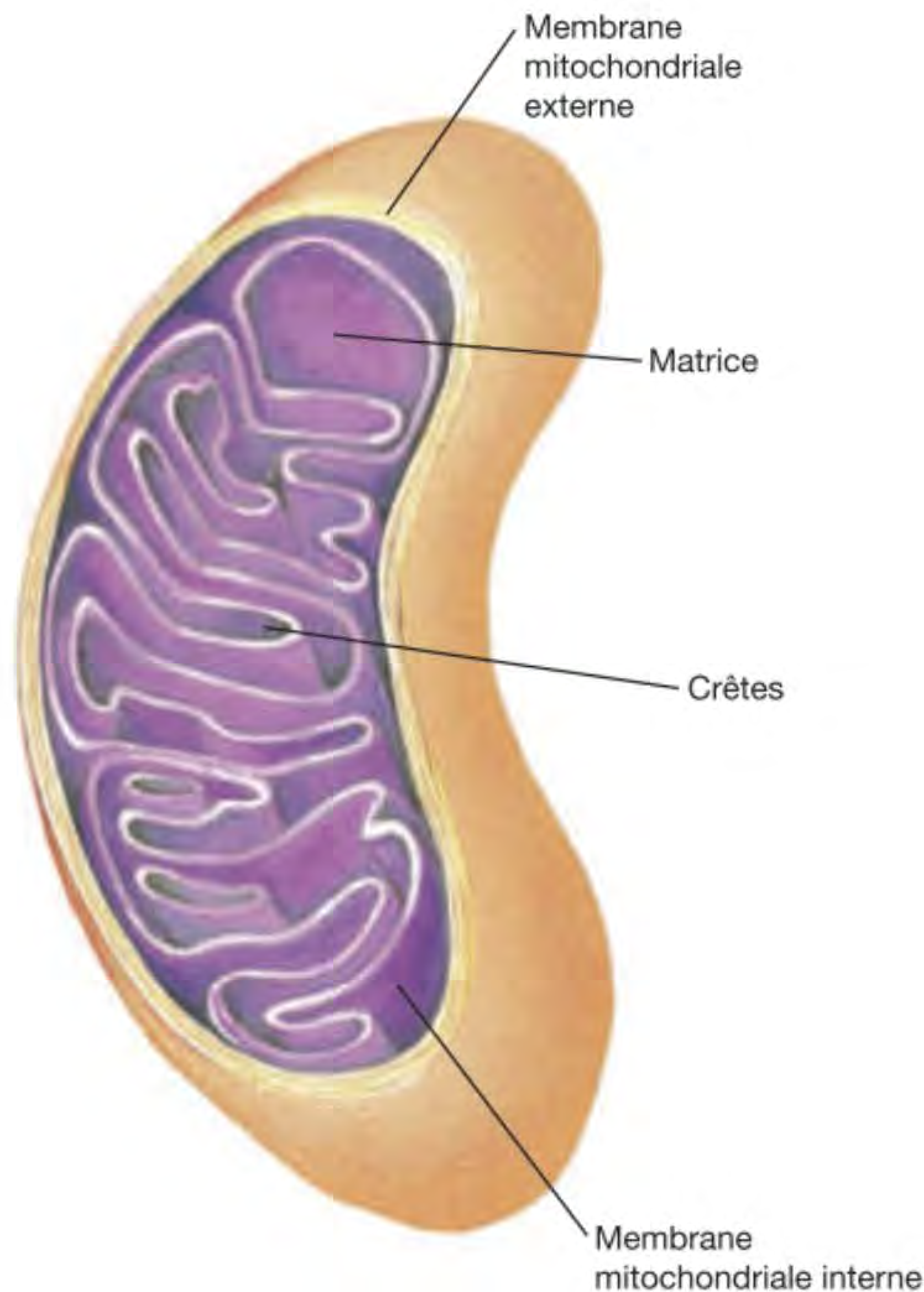



**FIGURE 2.18**

**Mitochondrie.** Membranes mitochondriales, crêtes et matrice. La matrice contient de l'ADN, des ribosomes et des enzymes.

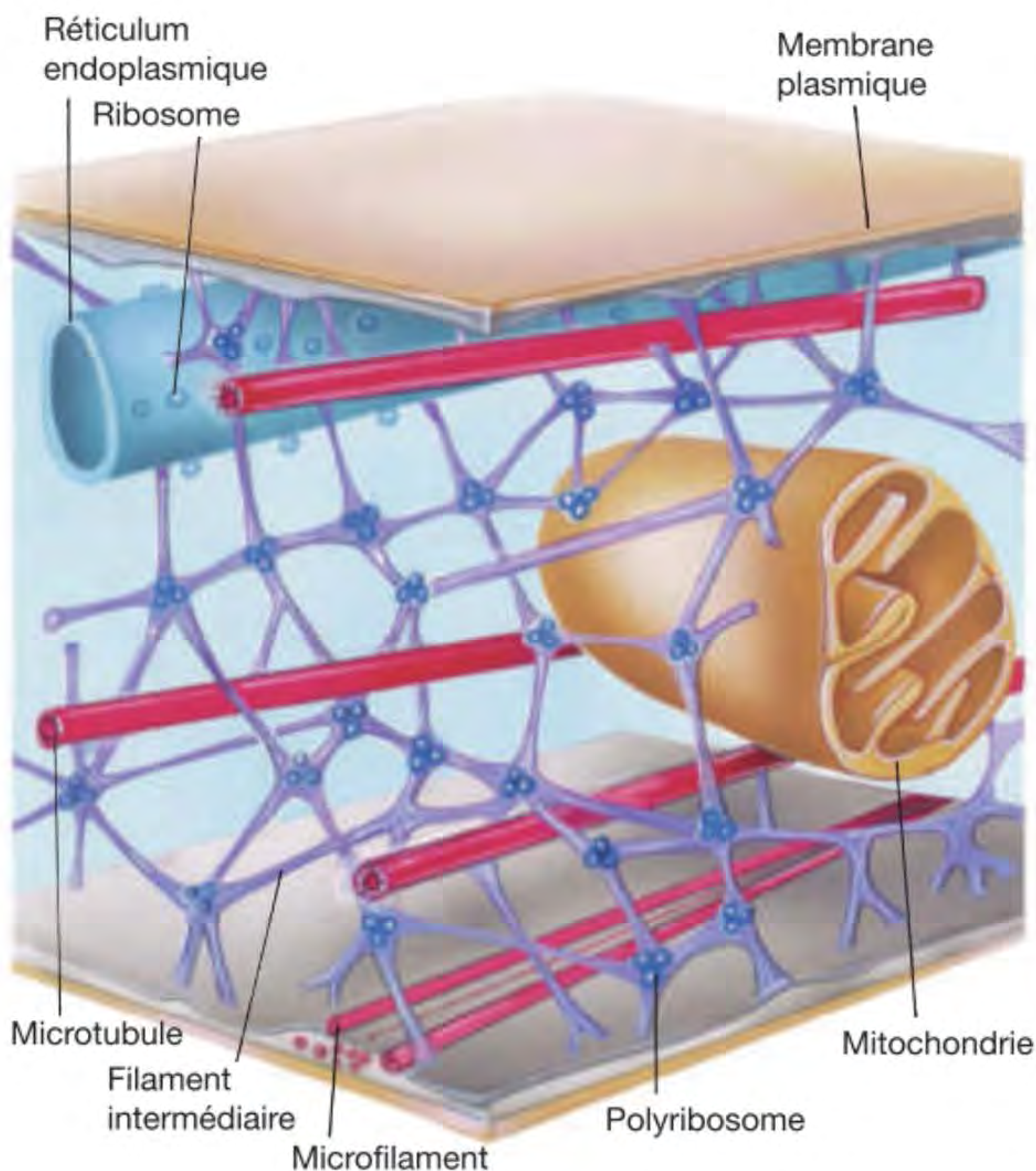



**FIGURE 2.19**

**Le cytosquelette.** Une modélisation du cytosquelette montrant l'arrangement tridimensionnel des microtubules, des filaments intermédiaires et des microfilaments.

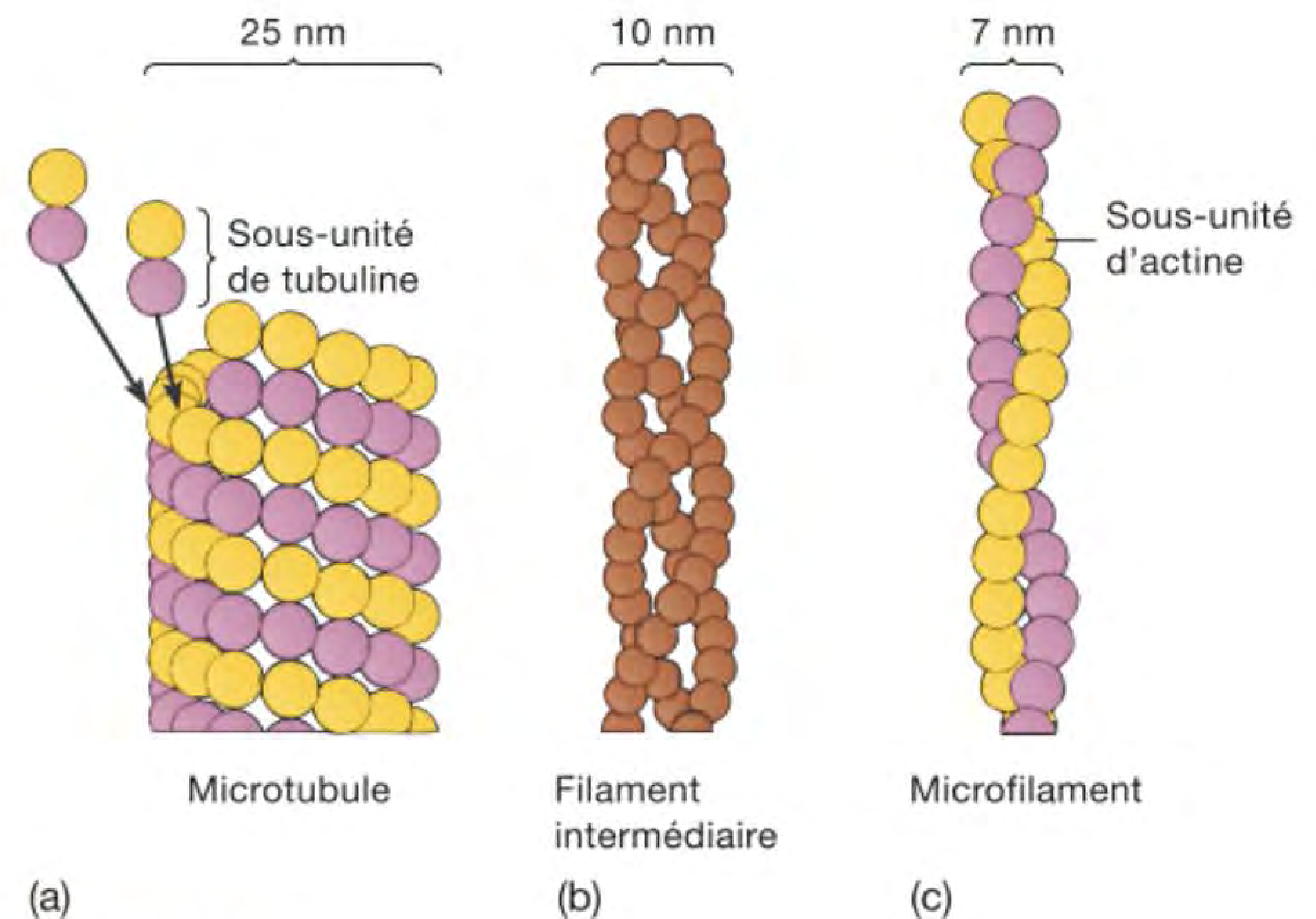



**FIGURE 2.20**

**Les trois principales classes de protéines fibreuses formant le cytosquelette des cellules eucaryotes.** (*a*) Les microtubules sont constitués de sous-unités de protéines globulaires (les tubulines) polymérisées en rangées parallèles. (*b*) Les filaments intermédiaires dans différents types cellulaires sont constitués de différentes sous-unités protéiques. (*c*) L'actine est la sous-unité protéique clef des microfilaments.

les tubulines (Figure 2.20*a*). Les microtubules interviennent dans le mouvement des organites, comme les vésicules sécrétoires ainsi que dans le déplacement des chromosomes durant la division du noyau. C'est une des composantes du système de transport à l'intérieur de la cellule. Par exemple, ils facilitent les flux de substances dans les prolongements axoniques des cellules nerveuses. Les microtubules sont des éléments majeurs du cytosquelette impliqués dans les changements morphologiques des cellules en cours de différenciation.

Les **filaments intermédiaires** constituent un groupe de fibres protéiques chimiquement hétérogène dont la nature des sous-unités varie en fonction du type cellulaire (Figure 2.20*b*). Ces filaments participent au maintien de la forme de la cellule, à l'organisation spatiale des organites et favorisent également certaines activités mécaniques dans le cytoplasme.

Les **microfilaments** sont de solides cordons protéiques dont l'actine est la sous-unité de base (Figure 2.20*c*). Les microfilaments d'actine, constituants structuraux des myofibrilles des cellules musculaires, sont impliqués dans leur raccourcissement au cours de la contraction. Dans les cellules non musculaires, ce sont des supports mécaniques pour de nombreuses structures et des éléments qui font partie des systèmes contractiles mis en jeu dans certains mouvements cellulaires (mouvements amaeboïdes de certains protozoaires).

## Cils et flagelles : mouvement

Les **cils** et les flagelles sont des appendices allongés de la surface de certaines cellules, parmi lesquelles beaucoup d'organismes unicellulaires dont ils assurent le déplacement.Au niveau des cellules qui sont statiques, ils interviennent dans le déplacement des substances le long de cette surface.

Récemment il a été révélé que le cil fonctionnait également comme une « antenne » réceptrice d'un signal. La plupart des cellules d'un vertébré portent au moins un cil. Ce sont les protéines

membranaires de ce cil (cil primaire) qui transmettent les signaux moléculaires de l'environnement vers le cytoplasme et entraînent des changements dans les activités cellulaires. La signalisation induite par les cils est un élément qui joue un rôle important dans le fonctionnement du cerveau et dans le développement embryonnaire.

Les flagelles sont 5 à 20 fois plus longs que les cils et ont des mouvements différents. Les uns et les autres, toutefois, ont la même structure. Ce sont des cylindres entourés d'une membrane et qui renferment une matrice. Celle-ci est l'axonème ou filament axial, formé de 9 doublets ou paires de microtubules disposés en cercle autour de deux microtubules centraux (Figure 2.21). C'est le patron 9+2 de microtubules. Chaque doublet porte des paires de bras, composés de dynéine (une protéine) et se projetant vers le doublet voisin ainsi qu'un rayon qui le relie à la paire centrale de microtubules. Le mouvement des cils et des flagelles résulte d'un glissement des doublets, les uns le long des autres.

Dans le cytoplasme sous-membranaire, à la base de chaque cil ou flagelle, se situe un **corpuscule basal**, petit cylindre creux, composé de microtubules et présentant la même structure qu'un centriole. Il contrôle la croissance des microtubules du cil ou du flagelle. Son pattern est 9 + 0 : neuf triplets de microtubules périphériques mais pas de microtubule central.

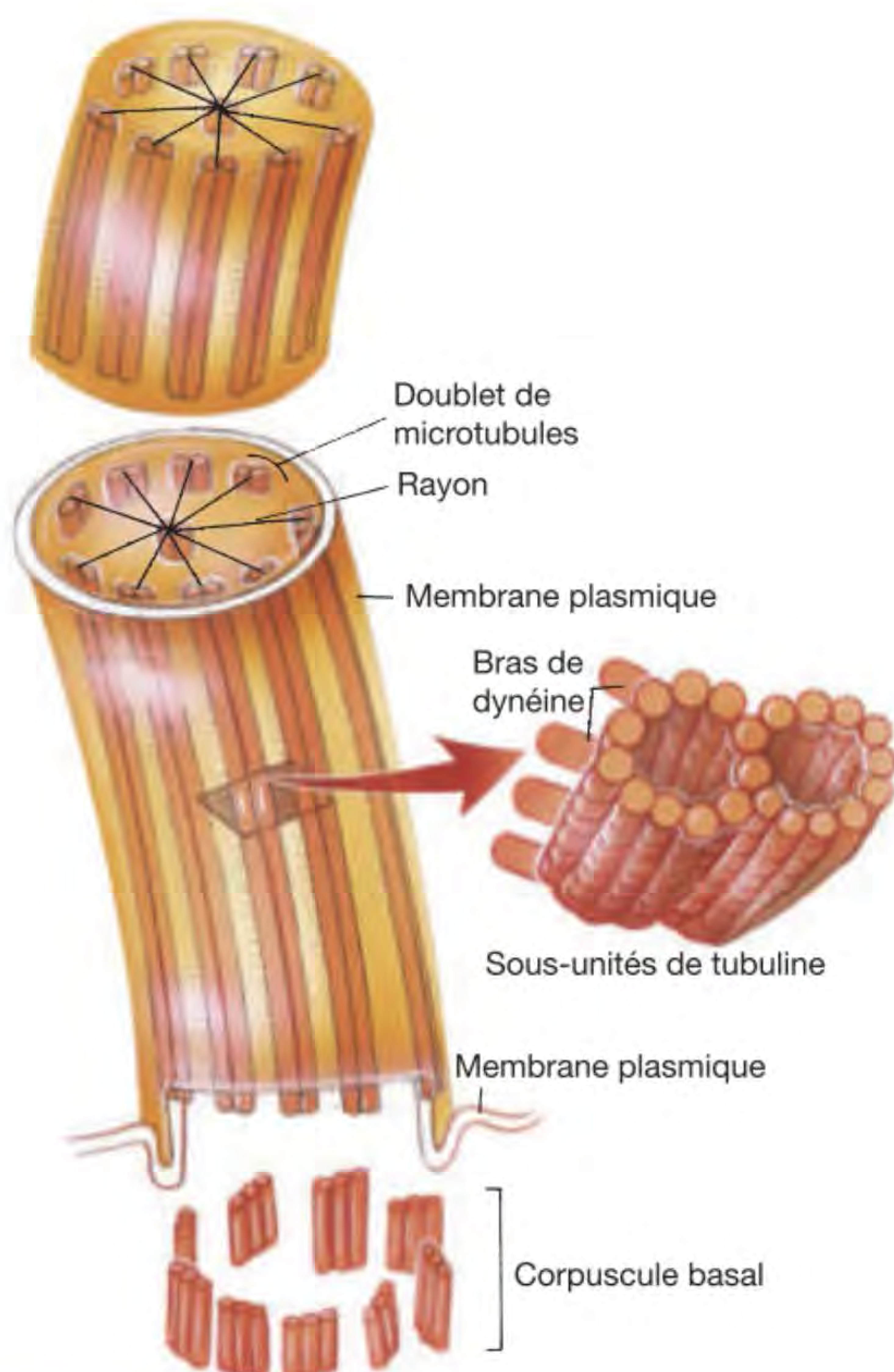



**FIGURE 2.21**

**Structure interne des cils et des flagelles.** En section transversale, les bras se projettent d'un doublet de microtubules au doublet voisin et les rayons s'étendent vers la paire centrale de microtubules. Les bras de dynéine poussent sur le doublet adjacent pour produire le mouvement.

## Centrioles et Centres Organisateurs des Microtubules

Les régions du cytoplasme proches du noyau et dépourvues de structures membranaires sont les **centres organisateurs des microtubules**. Les centres renferment du matériel dense et donnent naissance à de nombreux microtubules impliqués dans des fonctions différentes dans le cytosquelette. Par exemple, un type de centre fournit les centrioles (voir Figure 2.2), au nombre de deux, disposés perpendiculairement l'un à l'autre. Chaque centriole est composé de neuf triplets de microtubules qui émergent du centre, disposés comme les rayons d'une roue. Les centrioles sont dupliqués avant la division de la cellule, sont impliqués dans le déplacement des chromosomes et participent à l'organisation du cytosquelette.

## Vacuoles : Maintenance de la cellule

**Les vacuoles** se présentent comme des sacs limités par une membrane, faisant donc partie du système cytomembranaire. Elles sont de formes et de tailles différentes et assurent des fonctions variées. Les vacuoles contractiles de certains organismes unicellulaires aquatiques (protozoaires) et des éponges en sont un exemple. Elles récupèrent l'eau qu'elles rejettent à l'extérieur de manière à maintenir l'équilibre du milieu interne de la cellule. D'autres vacuoles stockent la nourriture.

## Vaults : Organites de découverte récente

C'est en 1990 que les biologistes cellulaires découvrent un nouvel organite qu'ils dénomment **vault.** Les vaults sont des complexes ribonucléoprotéiques cytoplasmiques qui ont la forme de tonnelets à huit côtés (Figure 2.22). Leur dénomination fait référence à leur structure fine en multiples arceaux qui rappellent les voûtes des cathédrales. Une cellule renferme des milliers de vaults. Leur fonction dépend de leur forme octogonale et une relation peut être faite avec celle des pores nucléaires, assez similaire et de même taille. De

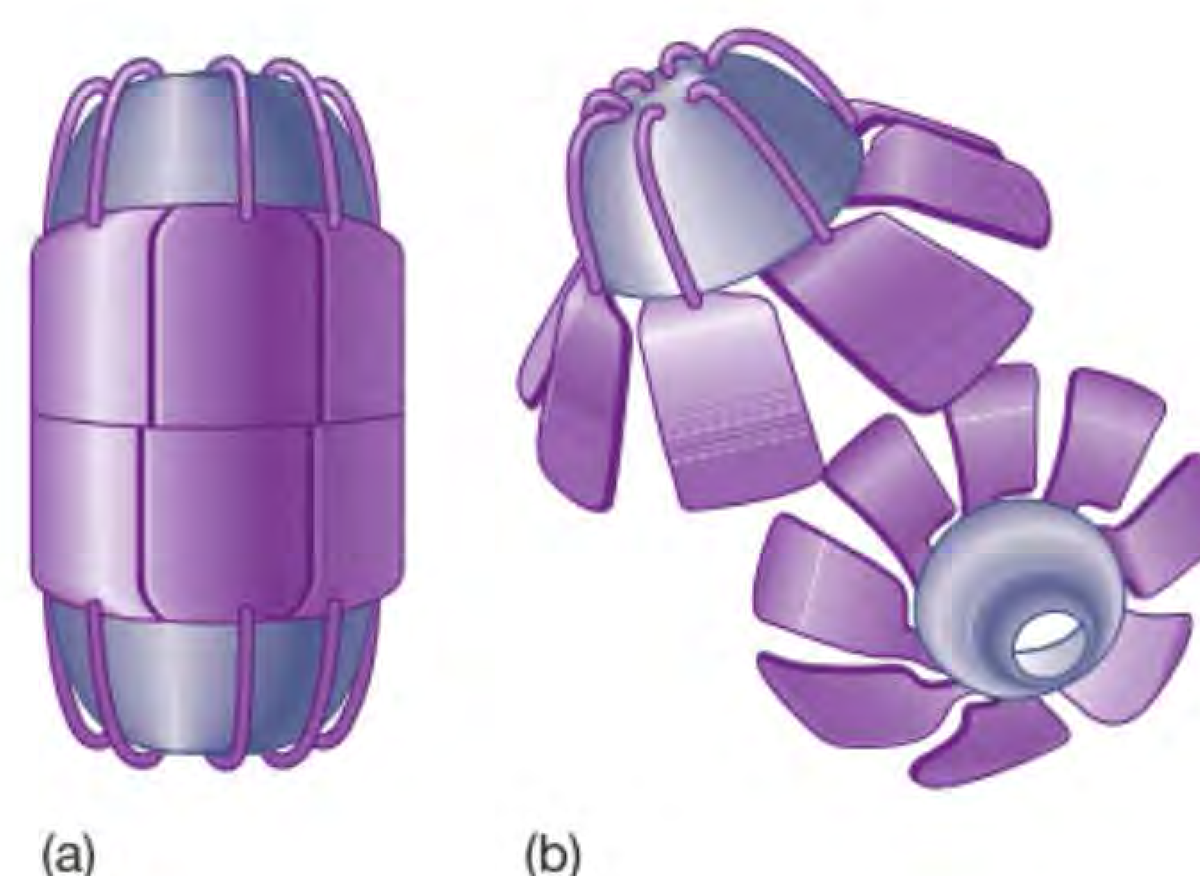



**FIGURE 2.22**

**Les vaults.** (*a*) Représentation tridimensionnelle d'un organite en forme de tonnelet octogonal qui assurerait le transport de l'ARN messager du noyau aux ribosomes. (*b*) Un vault éclaté pour montrer sa structure octogonale.

façon encore hypothétique, ils joueraient le rôle d'échangeurs ou de cargos cellulaires. En s'adaptant aux pores, ils pourraient se charger des molécules synthétisées dans le noyau, qu'ils transporteraient et délivreraient à différents endroits de la cellule. Leur localisation préférentielle au voisinage du noyau laisse supposer que les molécules prises en charge sont des ARN messagers qui seraient ainsi transportés aux ribosomes en vue de leur traduction.

### Synthèse de la section 2.5

Les lysosomes interviennent dans la digestion intracellulaire ; les mitochondries convertissent l'énergie en une forme (ATP) utilisable par la cellule et les vésicules sont les sites de la digestion intracellulaire, de stockage et de sécrétion. Les microtubules, les filaments intermédiaires et les microfilaments sont les constituants du cytosquelette et assurent la connexion entre les organites et les autres composants cellulaires ; les microtubules exercent également une fonction de transport.

***En quoi les ribosomes du réticulum endoplasmique rugueux diffèrent-ils de ceux qui sont libres dans le cytoplasme ?***

## 2.6 Le noyau : centre d'information

### Compétences à acquérir

1. Préciser les fonctions du noyau en fonction de sa structure.

Le **noyau** (L. amande ou noisette) contient l'ADN et est le centre de contrôle et d'information de la cellule. Il dirige les réactions chimiques qui se déroulent dans la cellule en étant le site où l'information génétique spécifique, que renferme l'ADN, est transcrite en ARN, lequel est ensuite traduit en une protéine (enzyme par exemple) qui exerce une fonction spécifique et détermine une activité cellulaire précise. Le noyau est aussi un site de stockage de l'information génétique qu'il transfère, au cours de la division cellulaire, d'une cellule à une autre et d'une génération d'organismes à une autre.

### Enveloppe nucléaire : Porte d'accès au noyau

L'**enveloppe nucléaire** est un système membranaire qui sépare le noyau du cytoplasme et est en continuité, en de nombreux points, avec le réticulum endoplasmique. Plus de 3000 pores nucléaires percent la surface de l'enveloppe (Figure 2.23). Les pores sont les lieux de passage, entrée et sortie, de molécules et mettent le noyau directement en contact avec le cytosol (voir Figure 2.2). Ce ne sont pas de simples ouvertures. Chacun d'eux est composé d'un arrangement ordonné de structures globulaires et filamenteuses, probablement de nature protéique. La taille des pores est telle qu'elle s'oppose à la sortie de l'ADN mais pas à celle de l'ARN.

### Chromosomes : Réservoirs de gènes

Le nucléoplasme est la masse interne du noyau. Dans une cellule qui n'est pas en phase de division, il contient le matériel génétique sous la forme de **chromatine**. La chromatine, chimiquement parlant, est une combinaison ADN-protéines. Elle correspond à la masse déroulée et enchevêtrée des chromosomes (« corps colorés ») qui renferme l'information héréditaire dans les segments d'ADN appelés gènes. Au moment de la division, les chromosomes se condensent fortement et prennent la forme caractéristique visible au microscope optique.



**FIGURE 2.23**
**L'enveloppe nucléaire.** Électronographie coloriée d'une coupe dans l'enveloppe nucléaire montrant la double membrane et les pores nucléaires (flèches).

### Nucléole : Site de pré-assemblage des ribosomes

Le **nucléole** (*nucleolus*, pl., *nucleoli*) est une structure nucléoplasmique non entourée d'une membrane et présente dans les cellules qui ne sont pas en division (N.d.T. : en interphase) (Figure 2.24). La plupart des cellules ont deux ou trois nucléoles, mais certaines comme les œufs d'amphibiens, en renferment des milliers. Les nucléoles contiennent des protéines et des ARN ribosomiens à différents stades de synthèse et d'assemblage. Ce sont les points de pré-assemblage des ribosomes. L'assemblage final et la mise en forme des ribosomes se complètent dans le cytoplasme après sortie par les pores nucléaires.

### Synthèse de la section 2.6

Le noyau est entouré d'une enveloppe ou double membrane phospholipidique. La membrane externe est en continuité avec le RE. Les pores permettent le passage des petites molécules. Le nucléole

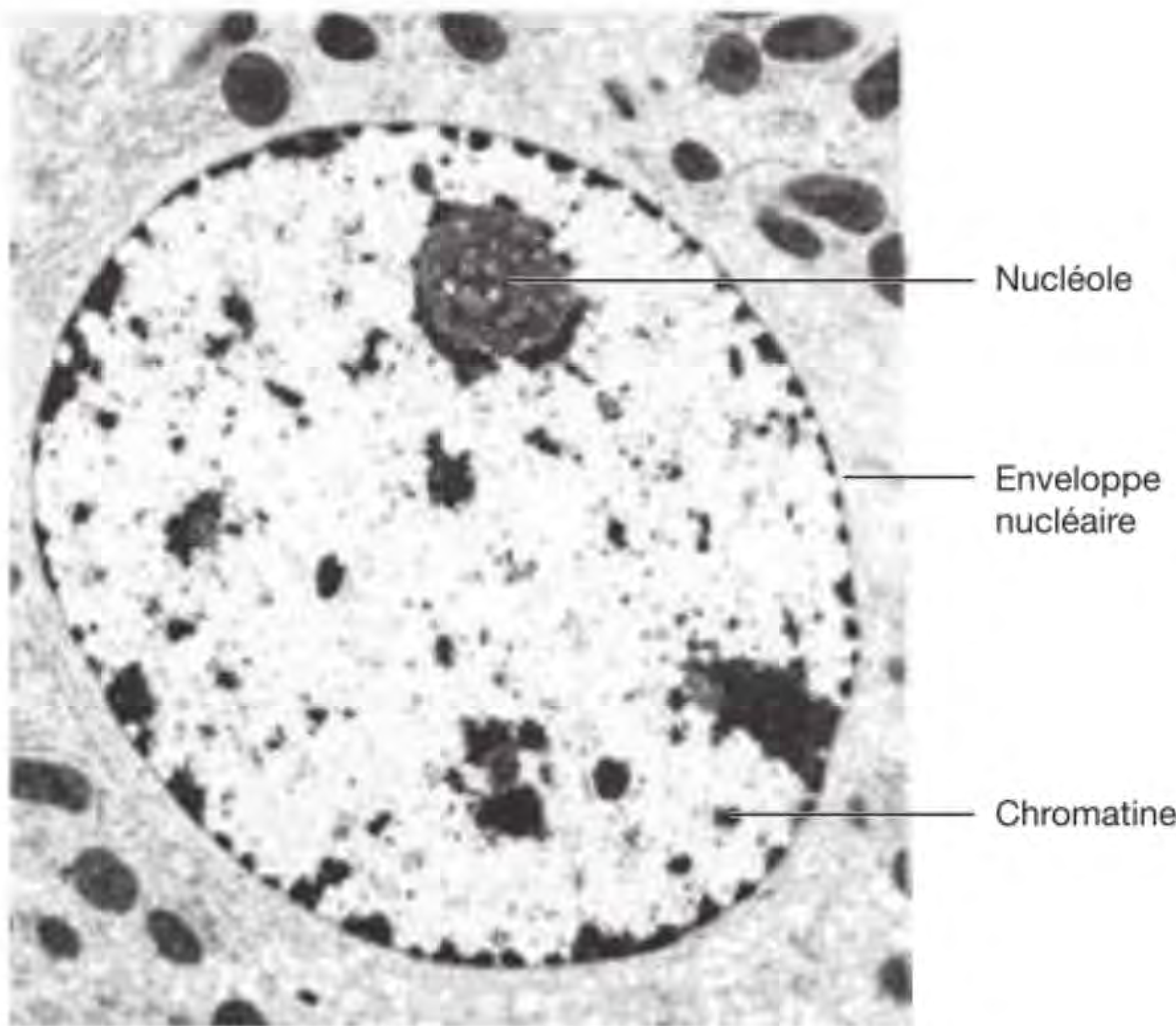



**FIGURE 2.24**

**Noyau.** Le nucléole, la chromatine et l'enveloppe nucléaire sont visibles dans ce noyau (MET × 16 000).

est le site où l'ARNr est synthétisé et les ribosomes assemblés. De nombreux chromosomes sont présents chez les eucaryotes.

***Vous attendez-vous à ce que les pores de l'enveloppe nucléaire aient une fonction ? si oui, laquelle ?***

## 2.7 Niveaux d'organisation des animaux

### Compétence à acquérir

1. Décrire, du plus simple au plus complexe, les cinq niveaux d'organisation d'un animal pluricellulaire « supérieur ».

Les animaux montrent cinq niveaux d'organisation. Chaque niveau est plus complexe que celui qui précède et se construit à partir de lui de façon hiérarchisée (voir Figure 2.1).

Le premier niveau est **l'organisation protoplasmique**. Ce niveau caractérise les organismes unicellulaires comme les protozoaires chez lesquels toutes les fonctions vitales se réalisent dans le cadre de la cellule. Le second niveau est **l'organisation cellulaire.** Les flagellés comme Volvox et quelques éponges peuvent être placés à ce niveau, car il y a une agrégation de cellules qui sont fonctionnellement différenciées ce qui conduit à une division du travail. Le troisième niveau est le **niveau tissulaire.** Il s'observe chez les méduses par exemple. Les cellules s'agencent en feuillets et chacun d'eux est un tissu. Le **niveau des organes** est le niveau de complexité supérieure. Les organes sont formés de un ou plusieurs tissus et ont des fonctions plus spécialisées que les tissus. Il apparaît en premier chez les plathelminthes (vers plats) qui différencient des structures spécifiques comme les organes reproducteurs, les taches oculaires et des organes digestifs. Le cinquième et niveau le plus élevé d'organisation est celui des **systèmes.** Les organes impliqués dans la même fonction se regroupent en systèmes : les systèmes circulatoire, digestif, reproducteur et respiratoire. Ce niveau apparaît en premier chez les némertiens. La plupart des phyla animaux présentent un tel niveau d'organisation.

### Synthèse de la section 2.7

Le premier niveau d'organisation d'un animal pluricellulaire est protoplasmique. Les niveaux d'ordre supérieur sont successivement, cellulaires, tissulaires et organiques. Le niveau d'organisation le plus élevé et le plus complexe est celui des systèmes.

***La plupart des organes doivent-ils être formés de plus d'un tissu ? Expliquer.***

## 2.8 Tissus

### Compétences à acquérir

1. Expliquer la structure et la fonction des différents épithéliums.
2. Identifier les différents types de tissu conjonctif.
3. Identifier une caractéristique des cellules musculaires.
4. Décrire la fonction de base des neurones.

Les cellules se différencient durant le développement d'un animal pour assurer des fonctions spécialisées en même temps qu'elles se regroupent pour former des tissus. Un **tissu** est un groupe de cellules similaires spécialisées dans l'accomplissement d'une fonction commune. L'étude des tissus est l'**histologie** (du grec *histos*, tissu +*logos*, étude). Les tissus animaux sont classés en tissus épithélial, conjonctif, musculaire ou nerveux.


**Video :** vue d'ensemble des tissus

### Tissu épithélial : Différents types et fonctions

Le tissu épithélial se présente sous plusieurs formes structurales. D'une façon générale il recouvre ou borde une structure et consiste typiquement en couches renouvelables de cellules qui ont des spécialisations de surface adaptées à des rôles spécifiques. Une membrane basale sépare souvent les tissus épithéliaux des tissus sous-jacents ou adjacents. Les tissus épithéliaux accomplissent différentes fonctions : absorption (épithélium du petit intestin), transport (tubules des reins), excrétion (glandes exocrines, sudoripares par exemple), protection (la peau), réception sensorielle en raison de la présence de cellules nerveuses (bourgeons gustatifs de la langue). La taille comme la forme et l'agencement des cellules épithéliales sont directement en relation avec ces fonctions spécifiques.

Les tissus épithéliaux sont classés en fonction de la forme de leurs cellules et du nombre de couches. L'épithélium peut être simple, avec une seule couche de cellules ou stratifié avec deux ou plus de deux couches (Figure 2.25*e*). Les cellules épithéliales peuvent être aplaties (épithélium squameux ; Figure 2.25*a*), avoir la forme d'un cube (épithélium cubique, Figure 2.25*b*) ou cylindrique en forme de colonne (épithélium columnaire, Figure 2.25*c*). Les épithéliums columnaires pseudostratifiés et ciliés apparaissent formés de plusieurs couches de cellules bien que ce ne soit pas le cas, d'où le préfixe pseudo. Leur aspect stratifié tient au fait que les noyaux des cellules ne sont pas au même niveau (Figure 2.25*d*) et qu'ils croissent en hauteur au fur et à mesure que les cellules âgées sont remplacées.

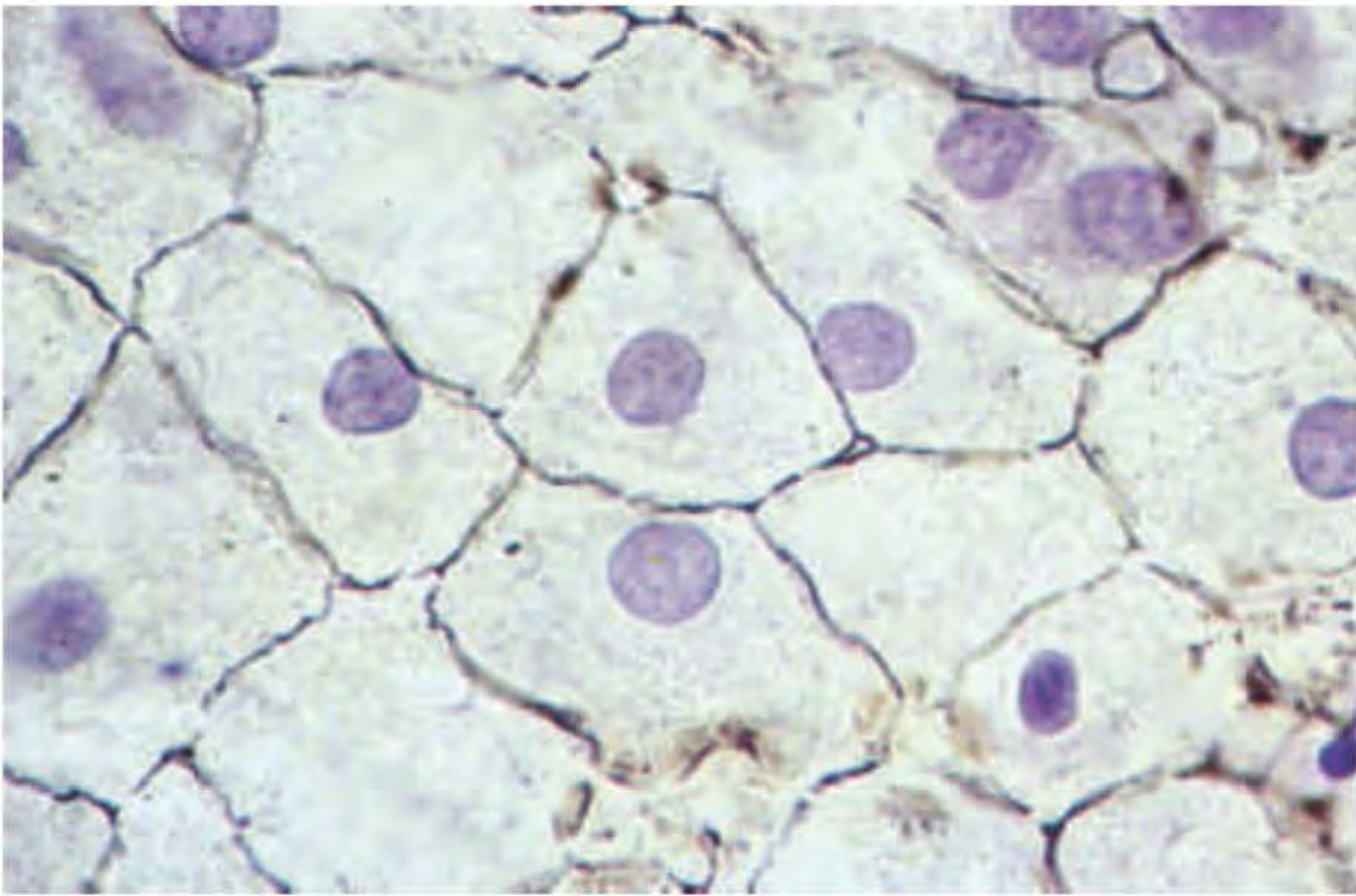
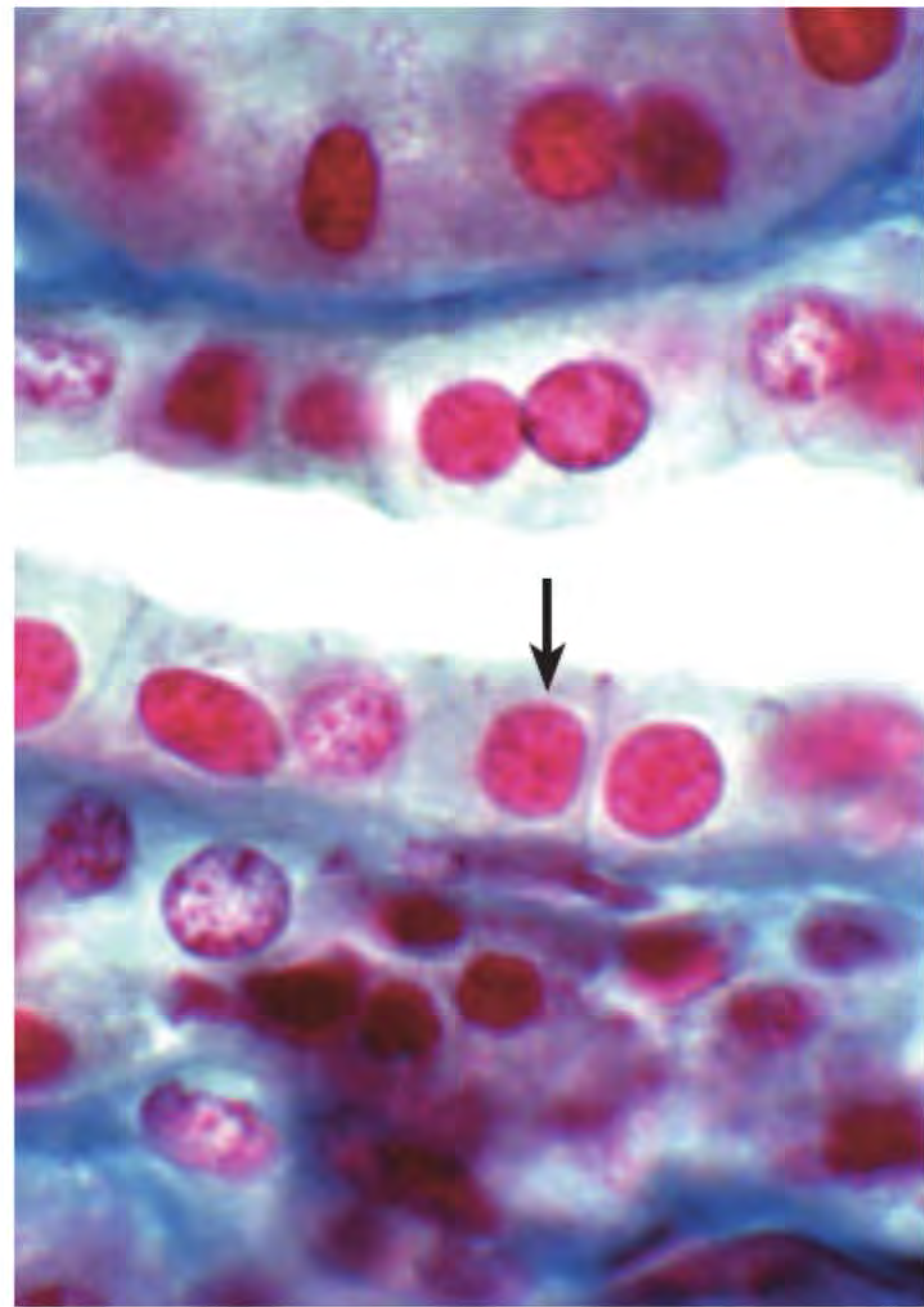
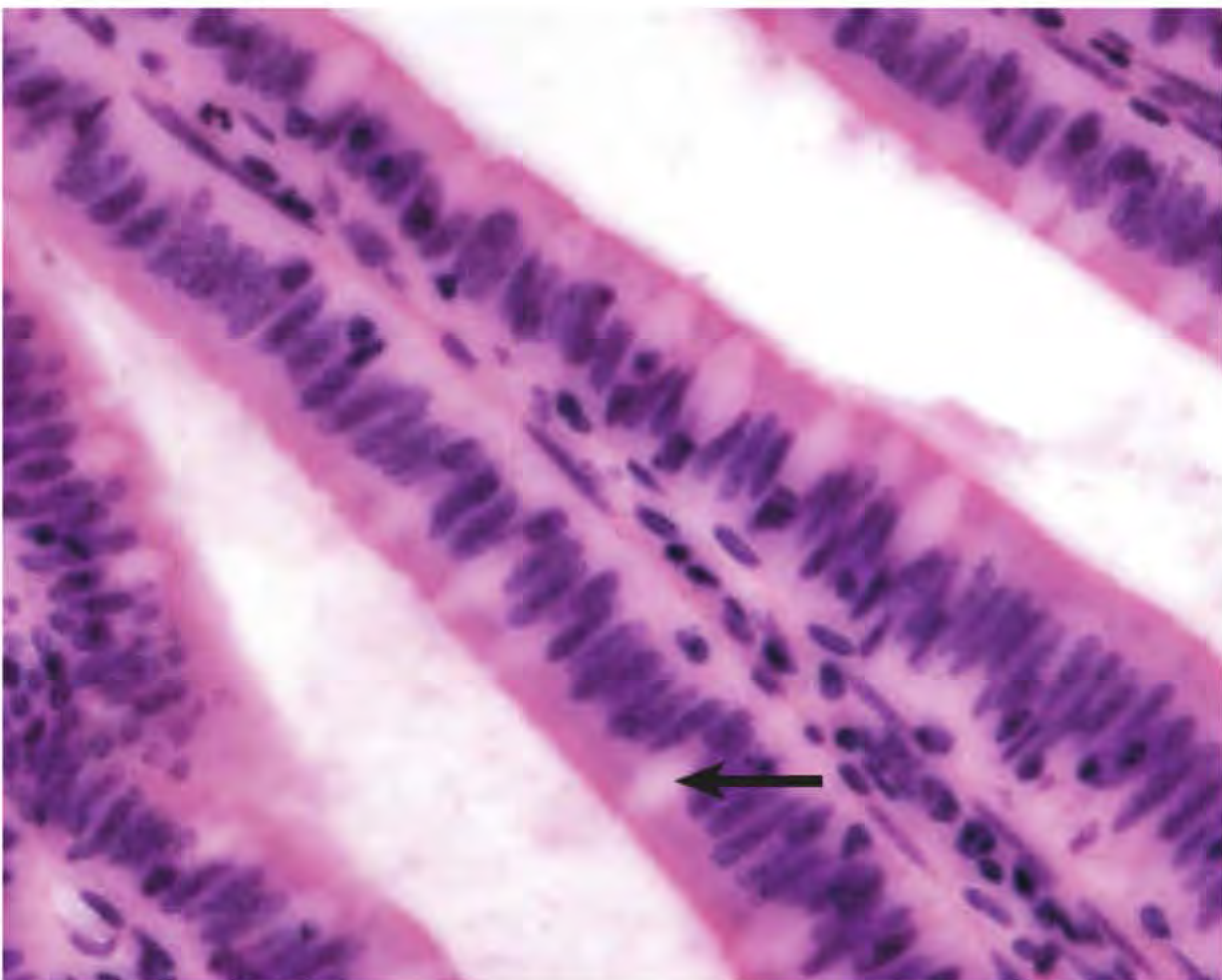


**FIGURE 2.25**

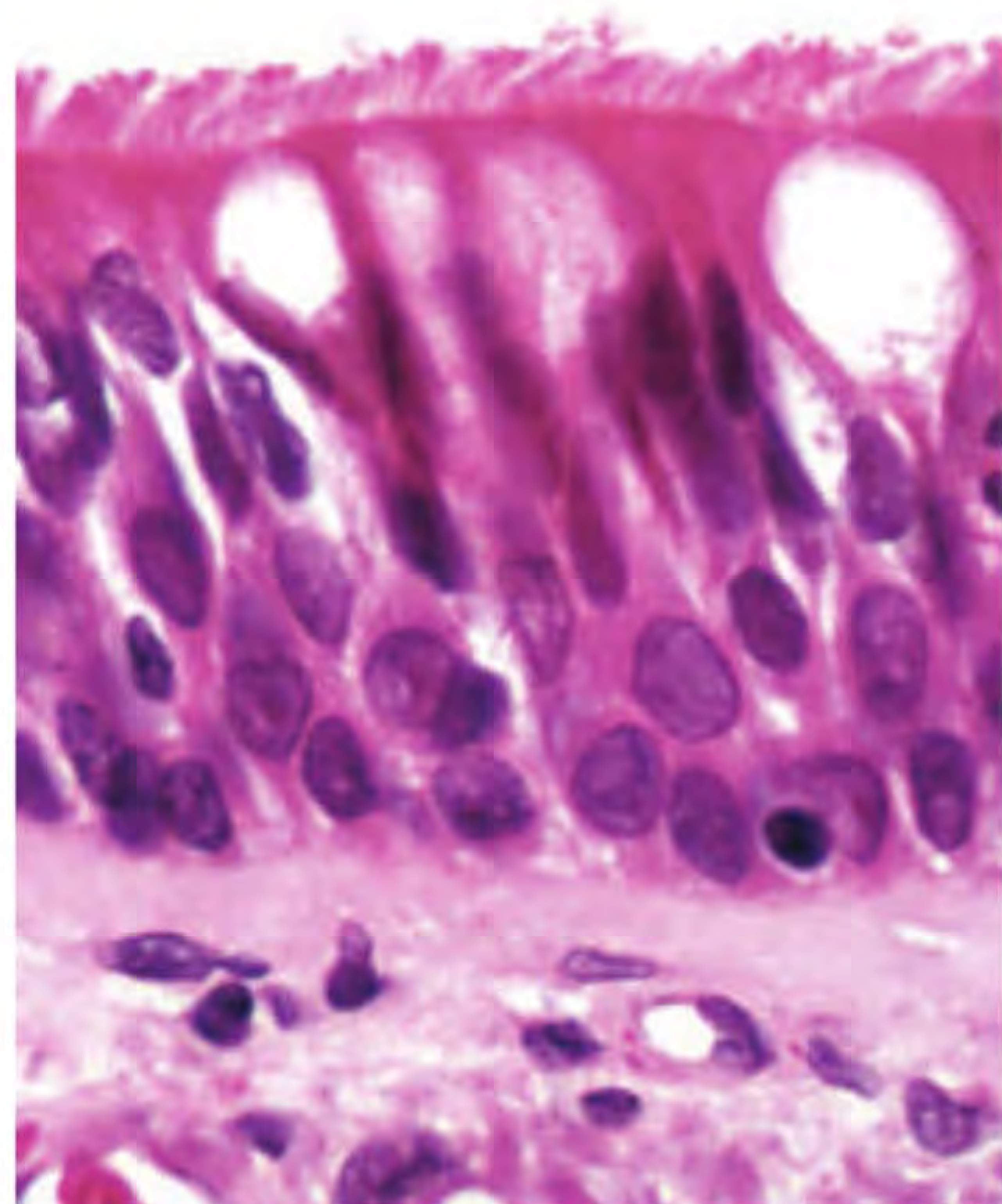
**Types de tissus.** (*a*) **Épithélium simple squameux** qui consiste en une couche de cellules jointives, aplaties avec un noyau central en forme de disque (Microscope optique × 1000). **Localisation :** sacs aériens des poumons, gomérules des reins, bordure du cœur, vaisseaux sanguins et vaisseaux lymphatiques. **Fonction :** permet le passage de substances par diffusion et filtration.



(*b*) **Épithélium simple cuboïdal** qui consiste en une couche de cellules jointives ayant la forme de cubes (flèche) (Mircroscope optique × 1000). **Localisation :** tubules rénaux, conduits glandulaires et surface de l'ovaire. **Fonction :** Sécrétion et absorption.



(*c*) **Épithélium columnaire simple** qui consiste en une couche de cellules allongées. La flèche désigne une cellule spécialisée caliciforme qui sécrète du mucus (Microscope optique × 410). **Localisation :** borde le tractus digestif, la vésicule biliaire et les canaux excréteurs de quelques glandes. **Fonction :** Absorption, sécrétion d'enzymes.

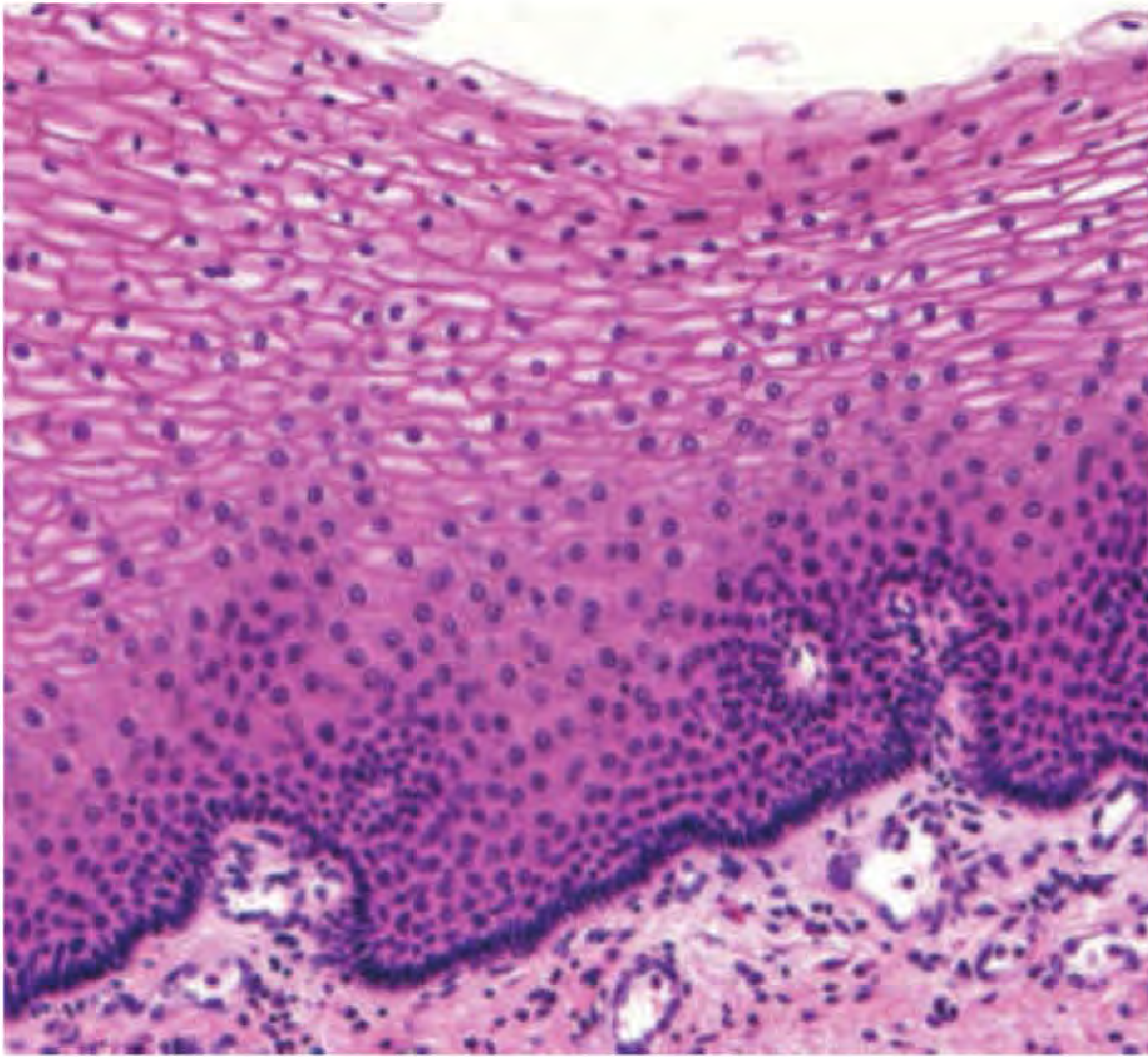


(*d*) **Épithélium columnaire pseudo-stratifié et cilié.** Une touffe de cils coiffe chaque cellule à l'exception des cellules caliciformes à mucus (Microscope optique × 600). **Localisation :** borde les bronches, les uretères et certaines régions de l'utérus. **Fonction :** propulse le mucus et les gamètes par le mouvement des cils.

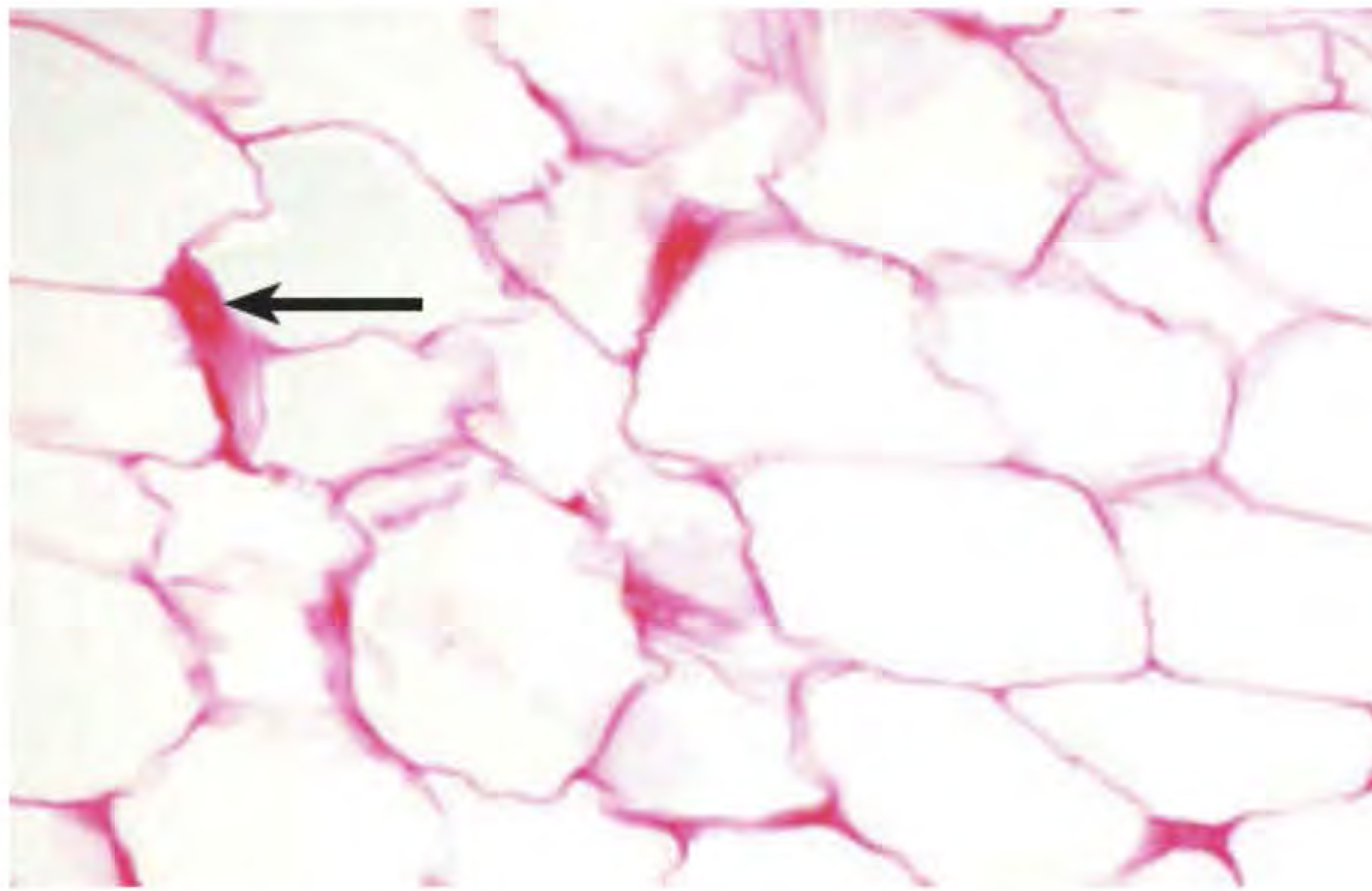
## Tissu conjonctif : Liaison et support

**Les tissus conjonctifs** soutiennent et relient. Contrairement aux tissus épithéliaux leurs cellules sont dispersées dans une matrice extracellulaire. Cette matrice renferme des fibres emballées dans une substance fondamentale de consistance intermédiaire entre liquide et solide. C'est la nature de ce matériel extracellulaire qui détermine les propriétés fonctionnelles des différents tissus conjonctifs.

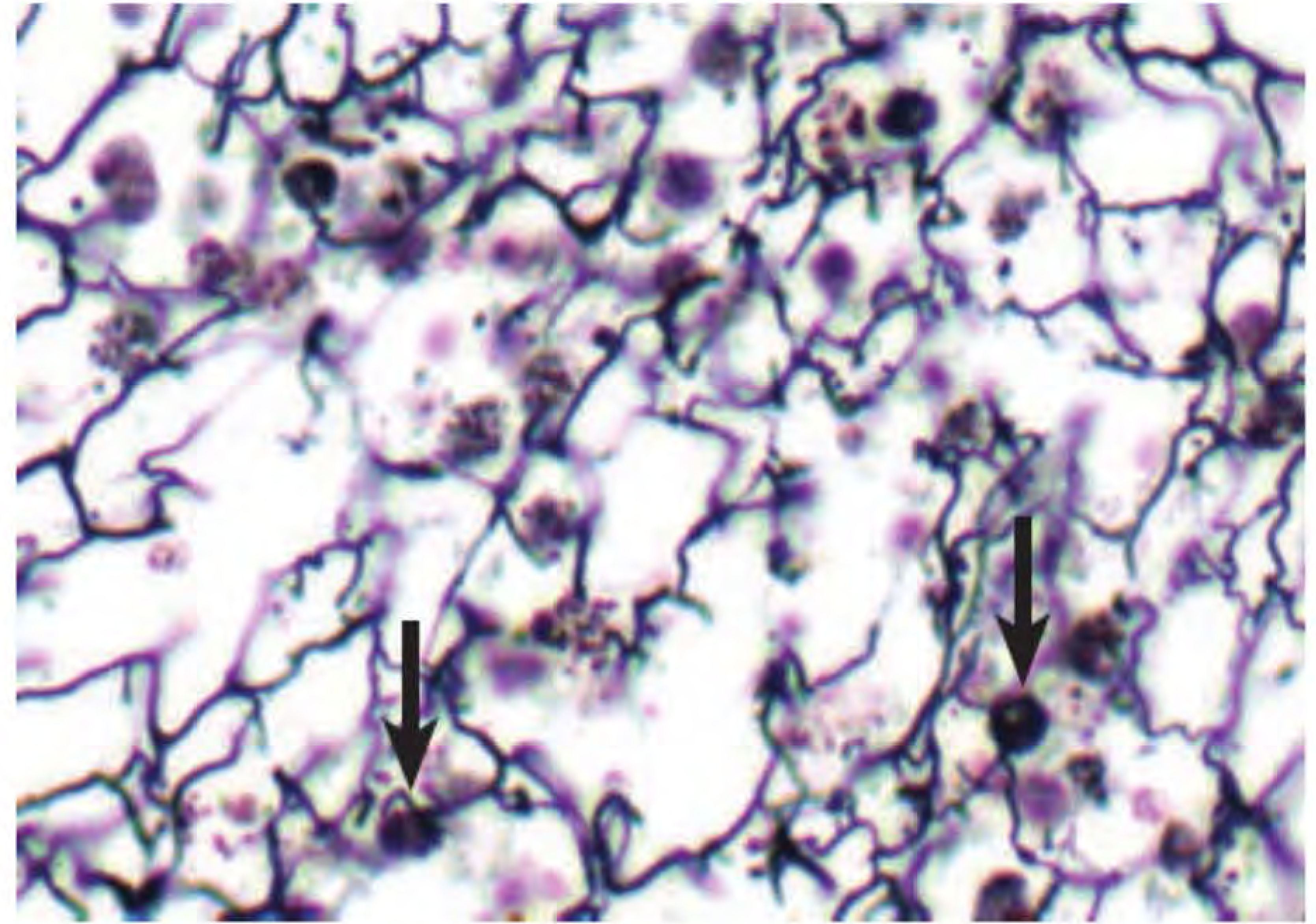
Les tissus conjonctifs présentent deux grands types d'arrangement des fibres. Dans les tissus qualifiés de **lâches**, des fibres de



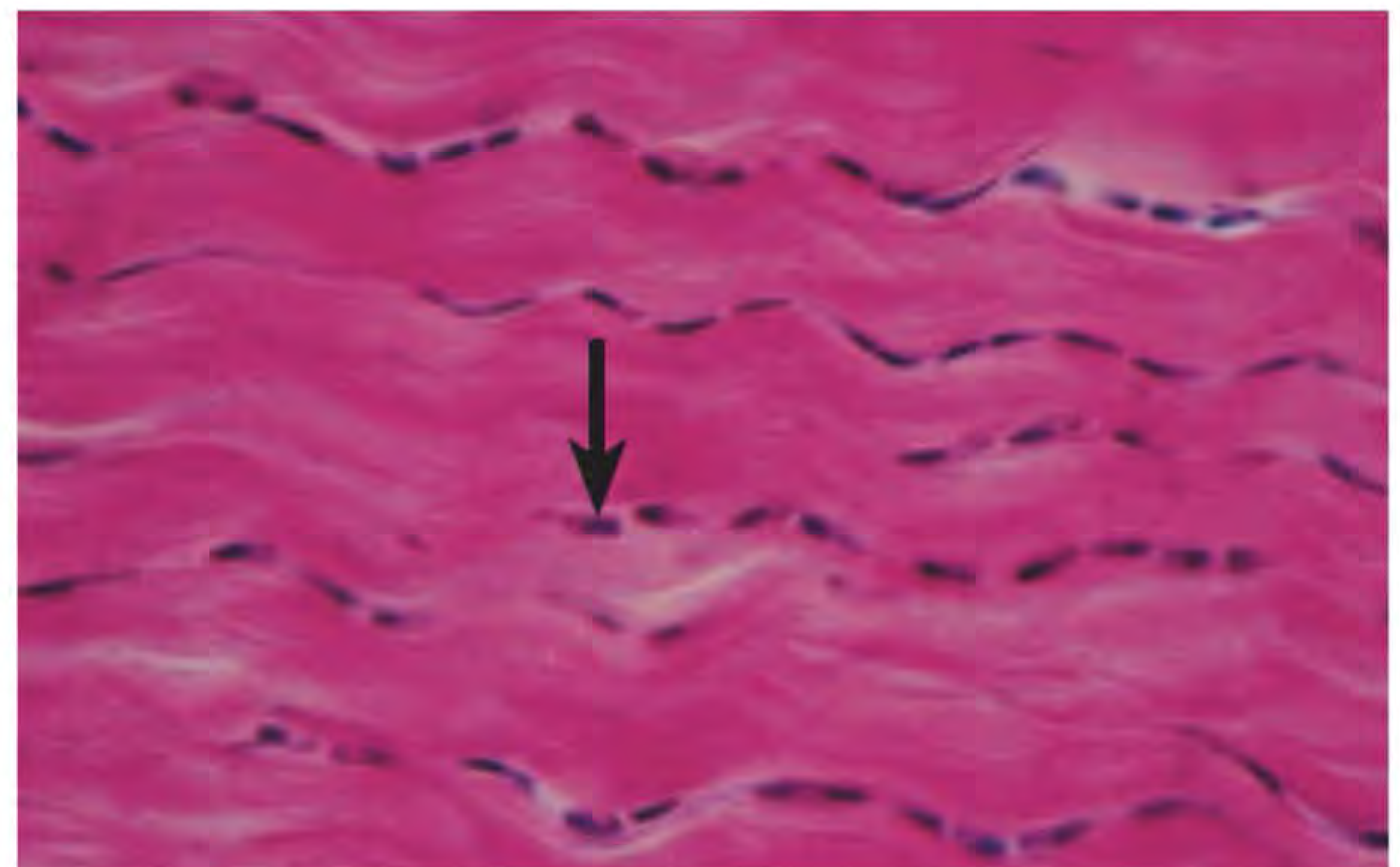
(*e*) **Épithélium squameux stratifié** : plusieurs couches de cellules (Microscope optique × 120). **Localisation :** borde l'œsophage, la bouche et le vagin. Une variété de ce type d'épithélium, kératinisé, borde la surface de la peau. **Fonction :** Protection des tissus sous-jacents dans les zones soumises à abrasion.



(*f*) **Tissu adipeux** dont les cellules (adipocytes) contiennent de grandes enclaves lipidiques qui repoussent le noyau contre la membrane plasmique. La flèche désigne un noyau (Microscope optique × 200). **Localisation :** Autour des reins, sous la peau, dans les os, l'abdomen et les mamelles. **Fonction :** Réserve énergétique (lipides), isole contre les pertes de chaleur, supporte et protège les organes.



(*g*) **Tissu conjonctif lâche** qui contient de nombreux fibroblastes (flèches) produisant du collagène et des fibres élastiques (Microscopie optique × 280). **Localisation :** Largement distribué sous les épithéliums du corps humain. **Fonction :** Enveloppe et soutient les organes.



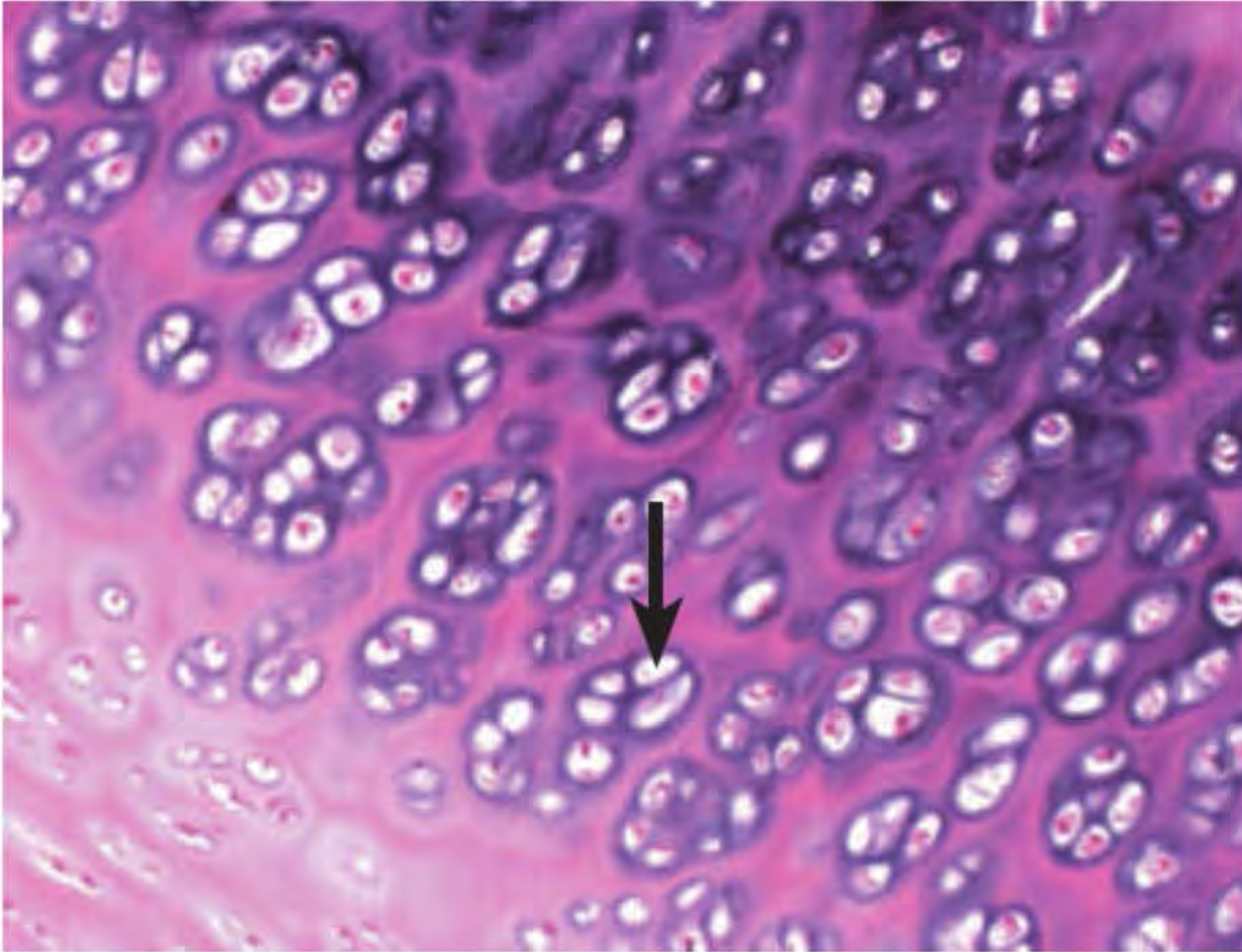
(*h*) **Tissu conjonctif fibreux** principalement constitué de fibres de collagènes assemblées en faisceaux (Microscope optique × 250). La flèche désigne un fibroblaste. **Localisation :** Derme de la peau, sous-muqueuse du tractus digestif et capsules fibreuses des organes et des jonctions (joints, tendons). **Fonction :** procure une force structurale.

collagène (protéine), épaisses, flexibles, sont entremêlées avec des fibres élastiques et réticulées, très fines, l'ensemble conférant au tissu une consistance élastique qui fait de lui un excellent tissu de liaison (par exemple liant la peau au tissu musculaire sous-jacent) (Figure 2.25*g*). Dans le **tissu conjonctif fibreux** les fibres de collagène forment des faisceaux dans lesquels elles s'agencent parallèlement les unes aux autres créant ainsi des cordons solides tels que ceux que l'on observe dans les tendons (qui relient les muscles aux os ou à d'autres muscles) et les ligaments (qui connectent les os) (Figure 2. 25*h*).

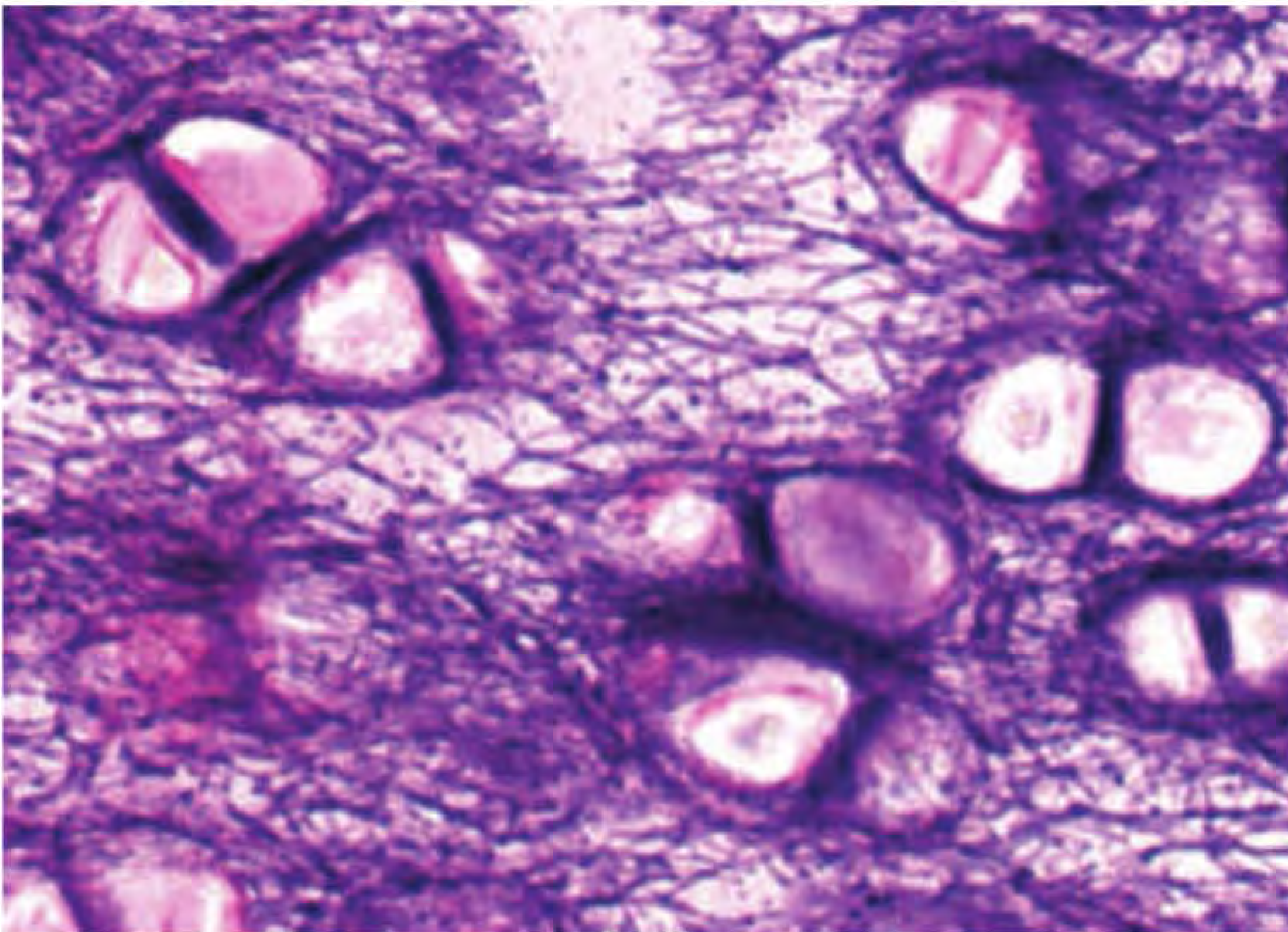
**Le tissu adipeux** est un autre type de tissu conjonctif lâche dans lequel des cellules de grande taille accumulent des lipides (Figure 2.25*f*). Très souvent les cellules se rassemblent pour former ce que l'on appelle communément la graisse.

**Le cartilage** est un tissu dur mais cependant flexible que l'on trouve au niveau de l'oreille externe et qui forme la totalité du squelette d'animaux tels que les requins et les raies (Figure 2.25*i-k*). Les cellules, appelées chondrocytes, sont localisées dans des espaces ou lacunes entourés par la matrice que les chondrocytes sécrètent. La matrice, qui renferme des fibres de collagène et / ou des fibres élastiques, donne au cartilage à la fois sa force et son élasticité.

**Les cellules osseuses** (ostéocytes) sont également isolées dans des lacunes, mais la matrice qui les entoure est fortement imprégnée de phosphate et de carbonate de calcium donnant à ce tissu la dureté suffisante pour assurer les fonctions de support et de protection



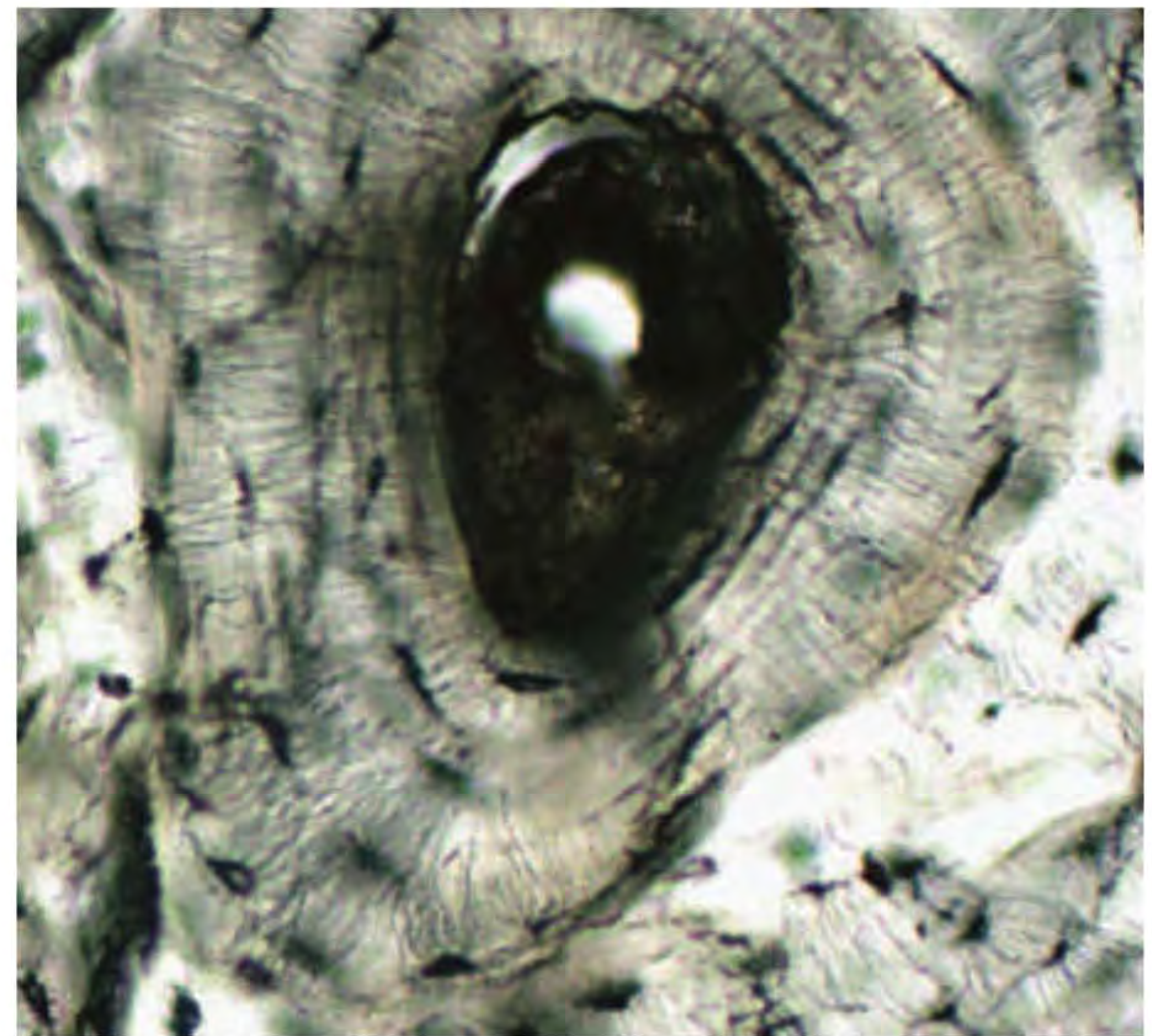
(*i*) **Cartilage hyalin :** Cellules localisées dans des lacunes (flèche) entourées par un matériel intercellulaire contenant de fines fibres de collagène (Microscope optique × 160). **Localisation :** forme le squelette embryonnaire ; coiffe les extrémités des os longs ; forme le cartilage du nez, de la trachée et du larynx. **Fonction :** Support et renforcement.



(*j*) **Cartilage élastique** qui contient de fines fibres de collagène et beaucoup de fibres élastiques enrobées dans un matériel intercellulaire (Microscope optique × 200). **Localisation :** Oreille externe, épiglotte. **Fonction :** Maintient la forme générale tout en permettant une grande flexibilité.



(*k*) **Fibrocartilage** avec matériel intercellulaire enrichi en fibres de collagène épaisses (Microscope optique × 195). La flèche est pointée sur un fibroblaste. **Localisation :** Disques intervertébraux, symphyse pubienne et disques de l'articulation du genou. **Fonction :** Absorbe les chocs compressifs.



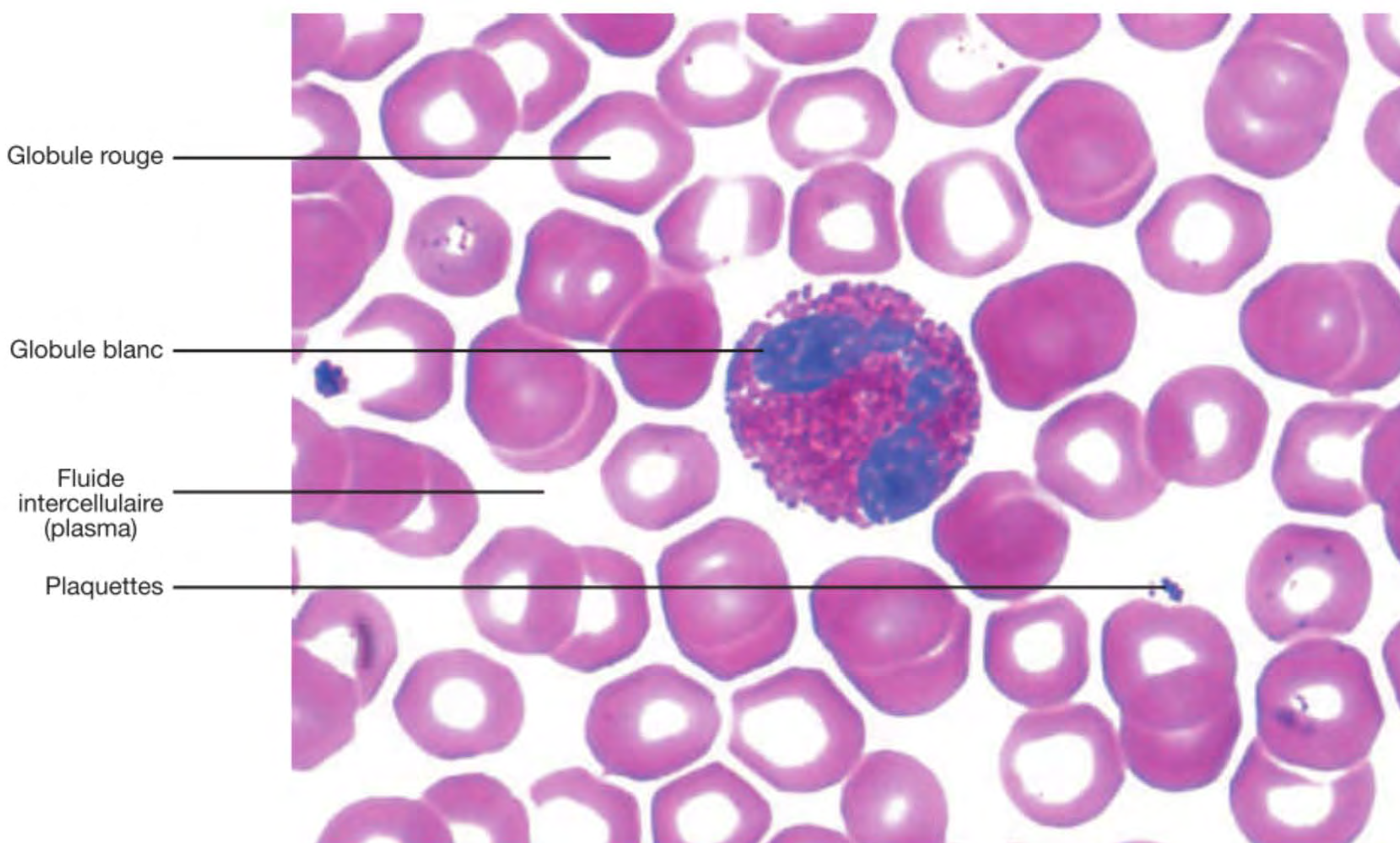
(*l*) **Tissu osseux.** La matrice osseuse est déposée en couches concentriques autour des canaux ostéoniques (Microscopie optique × 160). **Localisation :** Les os. **Fonction :** de support, de protection ; fournit des systèmes de levier aux muscles ; réserve de calcium et de graisse ; site de formation des cellules sanguines.

(Figure 2.25*l*). Le Chapitre 23 reprend et détaille la structure et la fonction de l'os.

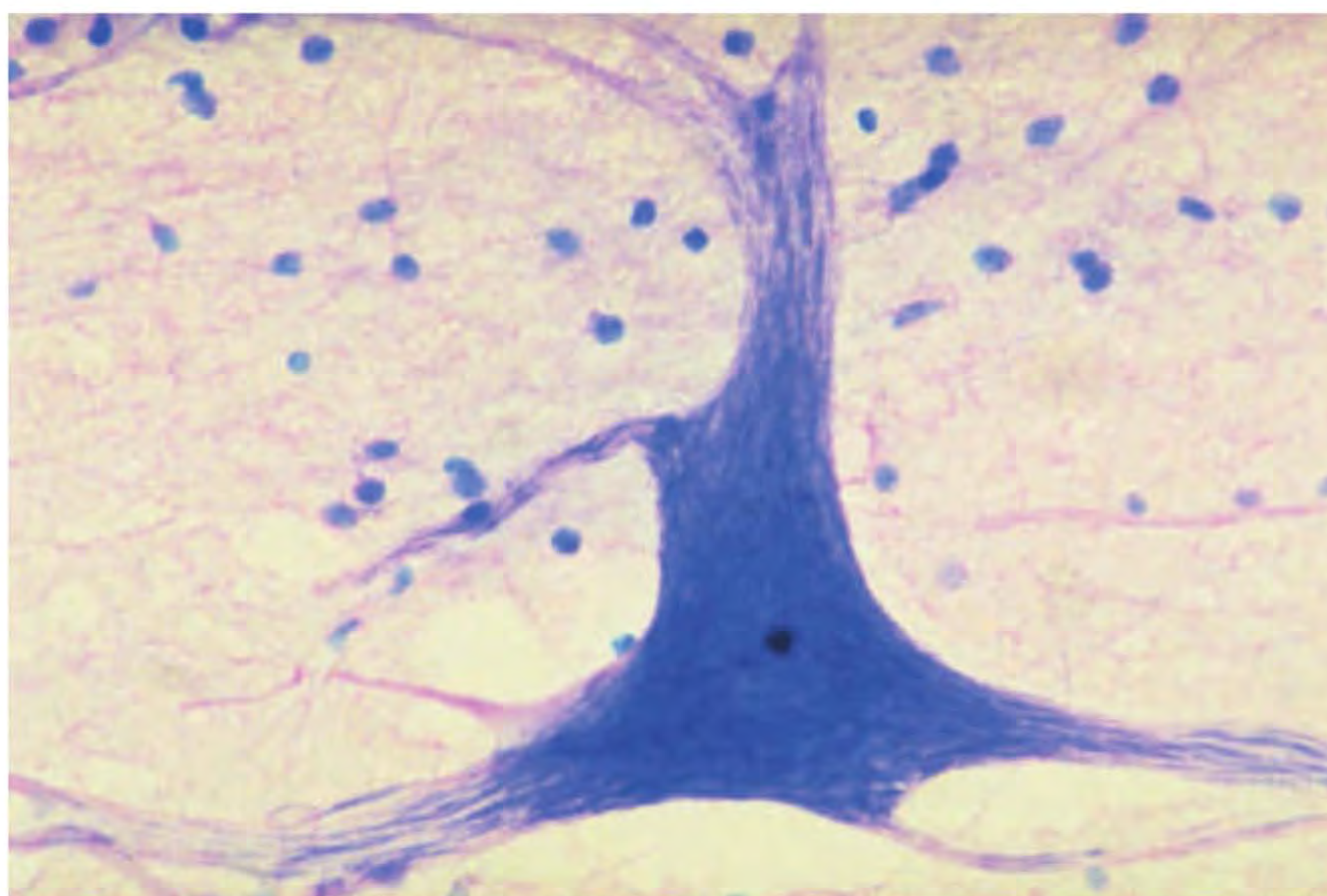
**Le sang** est un type de tissu conjonctif dans lequel des cellules spécialisées, globules rouges et globules blancs ainsi que les plaquettes baignent dans un liquide appelé plasma (Figure 2.25*m*). Le sang transporte de nombreuses substances dans toutes les parties du corps des animaux. Le Chapitre 26 le traite de façon détaillée.

## Tissu nerveux : Communication

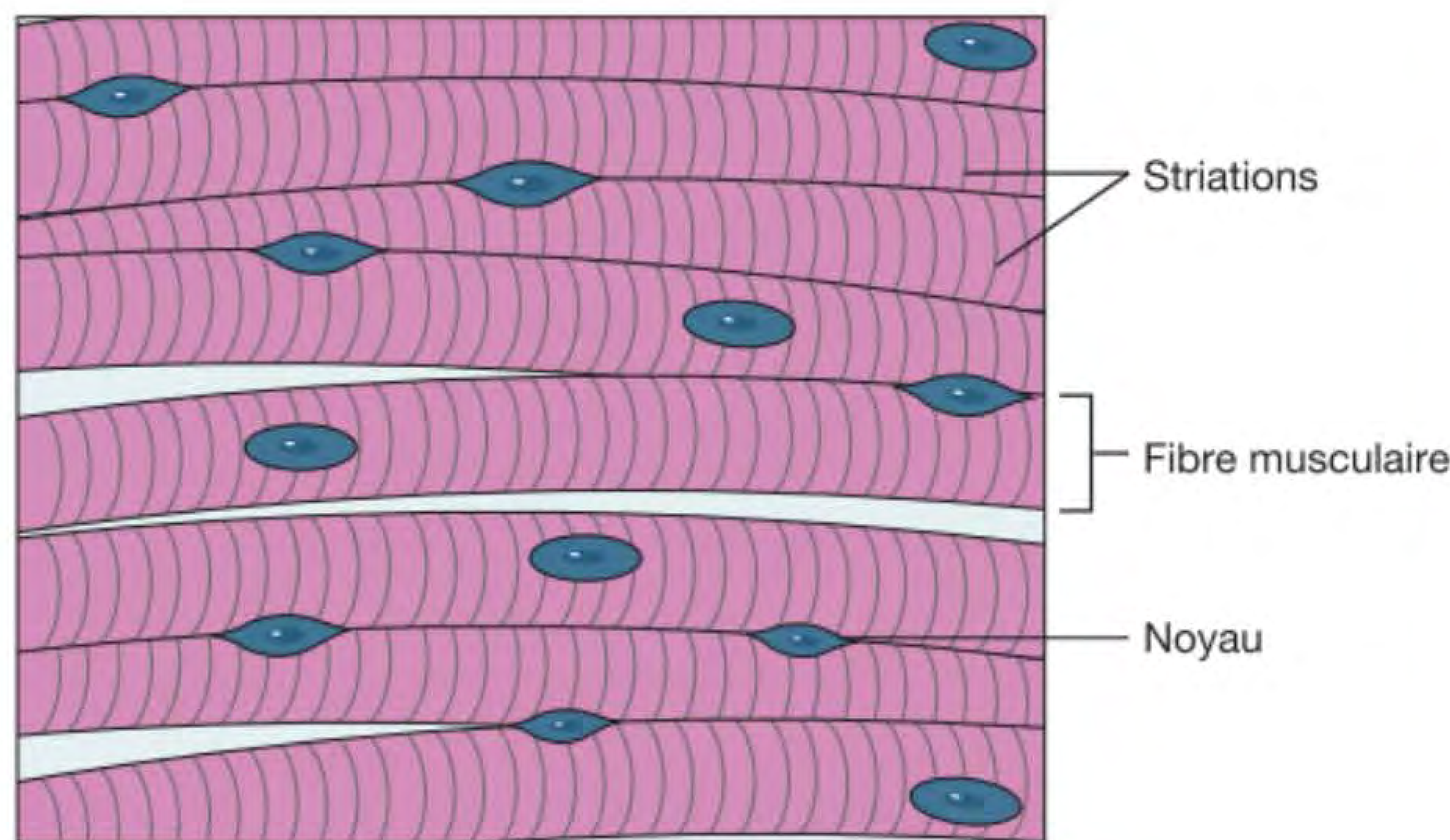
**Le tissu nerveux** est composé de plusieurs types cellulaires différents : les neurones qui conduisent les impulsions électriques (Figure 2.25*n*) ; les cellules de la neuroglie qui assurent protection, soutien et nutrition et les cellules gliales périphériques qui forment les gaines protectrices, qui nourrissent et maintiennent les cellules du système nerveux périphérique. L'étude approfondie du tissu nerveux fait l'objet du Chapitre 24.

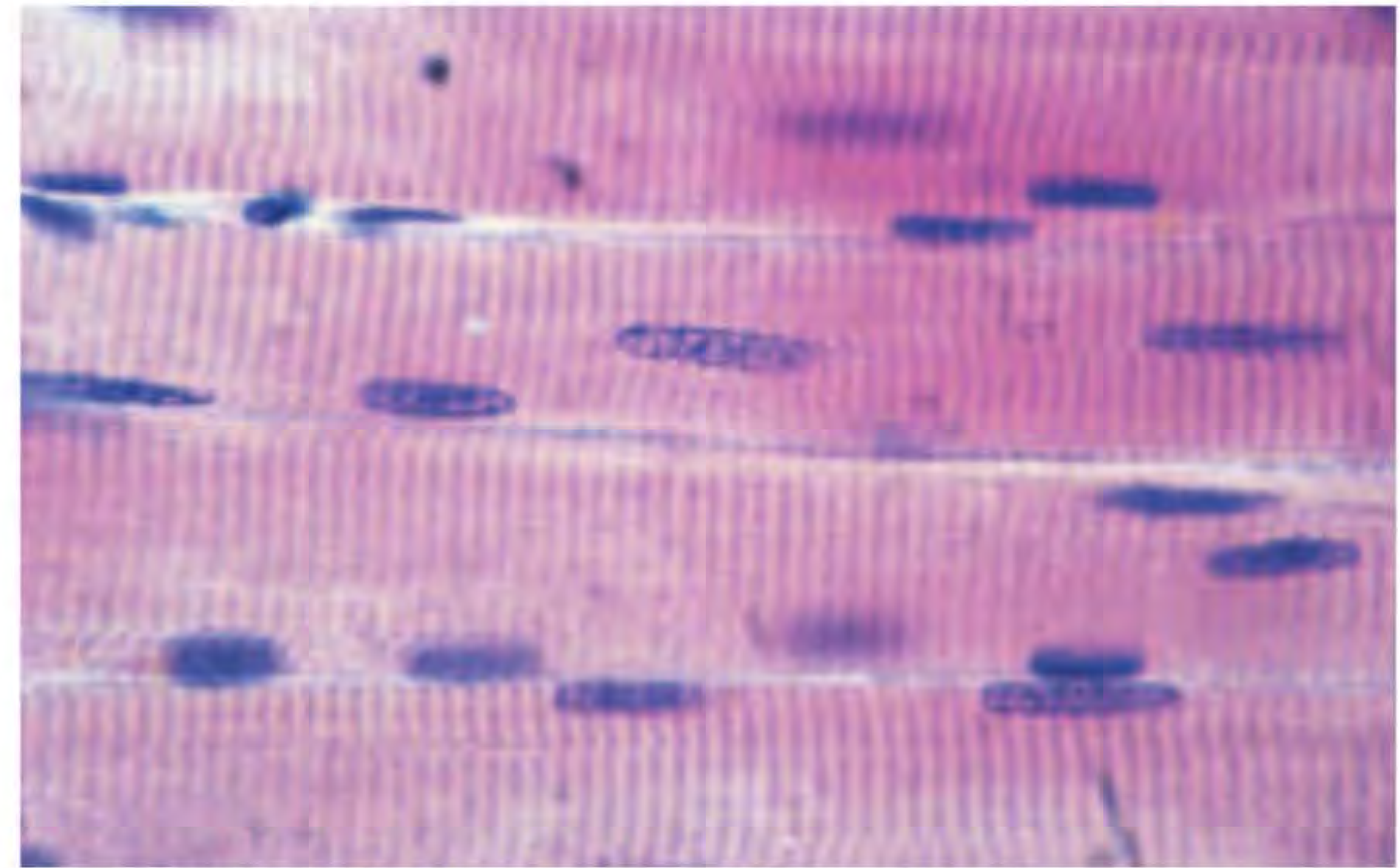



(*m*) Le **sang** est un type de tissu conjonctif. Il comprend des globules rouges, des globules blancs et des plaquettes en suspension dans un fluide extracellulaire, le plasma (Microscopie optique × 1250). **Localisation :** Dans les vaisseaux sanguins. **Fonction :** Transporte l'oxygène, le dioxyde de carbone, les nutriments, les déchets, les hormones, les minéraux, les vitamines et d'autres substances.

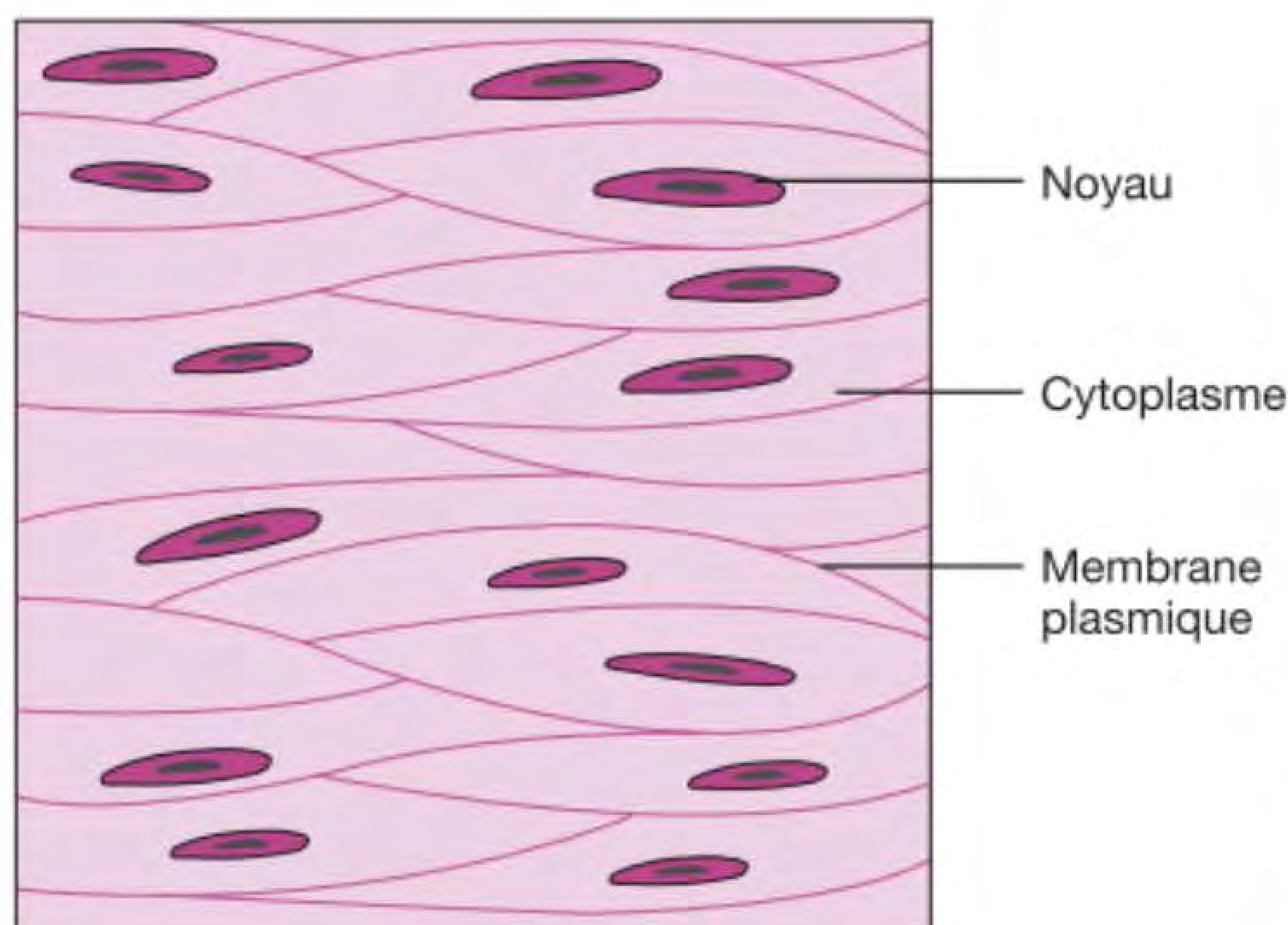


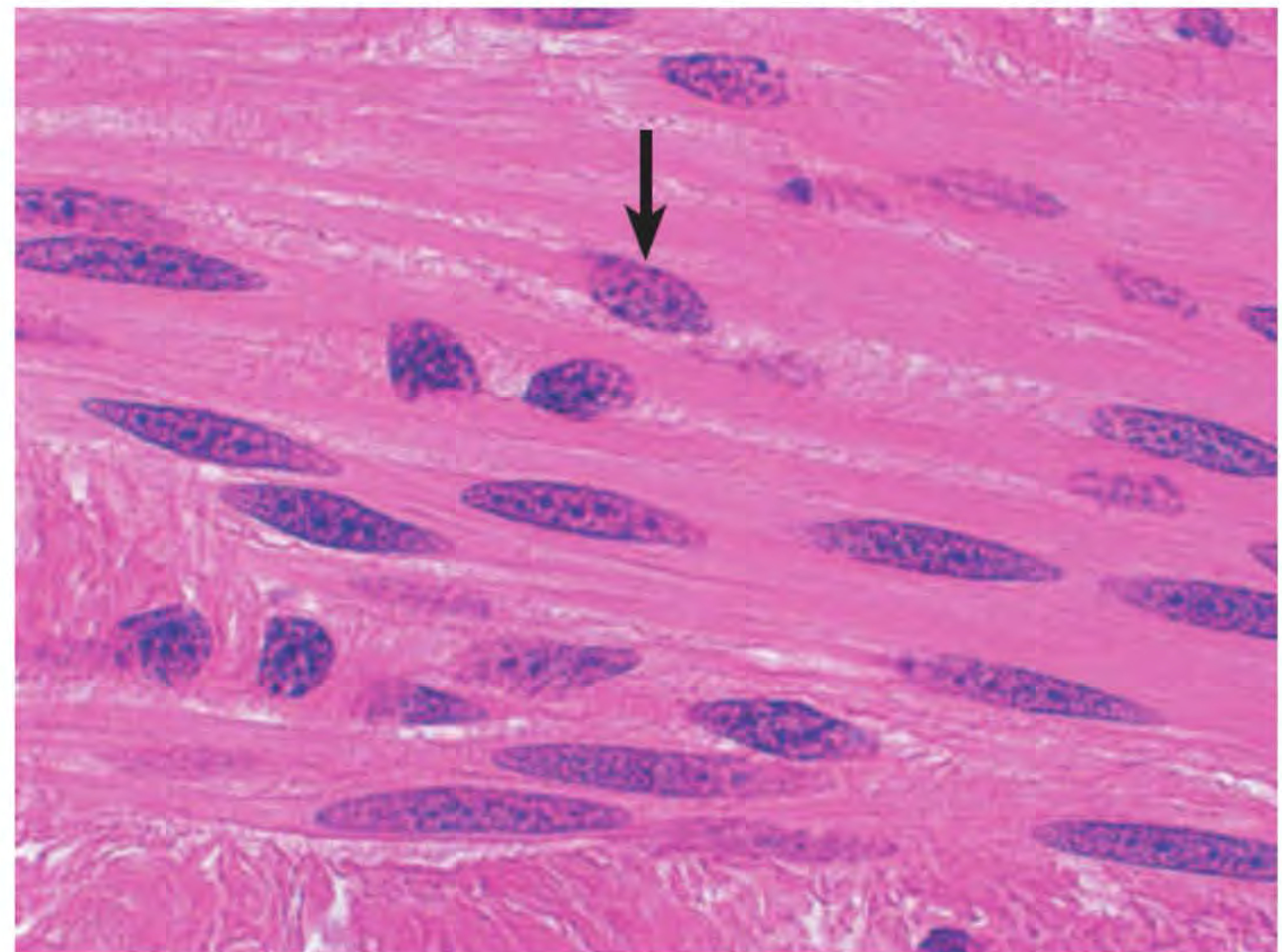
(*n*) **Tissu nerveux.** Les neurones du tissu nerveux transmettent les signaux électriques à d'autres neurones, aux muscles et aux glandes (Microscopie optique × 450). **Localisation :** Cerveau, moelle épinière et nerfs. **Fonction :** Transmission des signaux électriques des récepteurs sensoriels à la moelle épinière ou au cerveau et de la moelle épinière ou du cerveau vers les effecteurs (muscles ou glandes).



(*o*) Le **tissu musculaire squelettique** est composé de fibres musculaires striées (cellules), longues et cylindriques, qui renferment plusieurs noyaux périphériques (Microscopie optique × 250). **Localisation :** Dans les muscles squelettiques attachés aux os. **Fonction :** Mouvement volontaire, locomotion.



(*p*) **Tissu musculaire lisse** formé de cellules fusiformes renfermant un noyau unique en position centrale (flèche) (Microscope optique × 1000). Les cellules sont agencées les unes contre les autres pour former des feuillets. Le tissu musculaire est dit lisse car il n'y a aucune striation visible. **Localisation :** Principalement dans la paroi des organes creux. **Fonction :** Déplacement de substances (aliments, urine) ou du fœtus dans des conduits internes ; contrôle involontaire.

## Tissu musculaire : Mouvement

**Le tissu musculaire** permet les mouvements. Les trois sortes de tissu musculaire sont les tissus squelettique, lisse et cardiaque (Figure 2.25*o*-*q*). Le muscle squelettique est attaché aux os et dirige les mouvements du corps chez les vertébrés. Les contractions rythmiques de la musculature lisse provoquent le brassage (comme dans l'estomac), favorisent la propulsion des substances dans les structures tubulaires (dans l'intestin par exemple) et contrôlent les changements de taille des organes creux comme la vessie urinaire et l'utérus. Les contractions du muscle cardiaque sont à l'origine des battements du cœur. Les mécanismes de la contraction du tissu musculaire sont détaillés dans le Chapitre 23.

### Synthèse de la section 2.8

L'épithélium simple peut être squameux, cubique, columnaire et pseudostratifié. Le tissu conjonctif est lisse ou dense. Les cellules musculaires peuvent se contracter, se raccourcir et changer de longueur ce qui entraîne le mouvement. Le tissu nerveux est composé de neurones et de neuroglie.

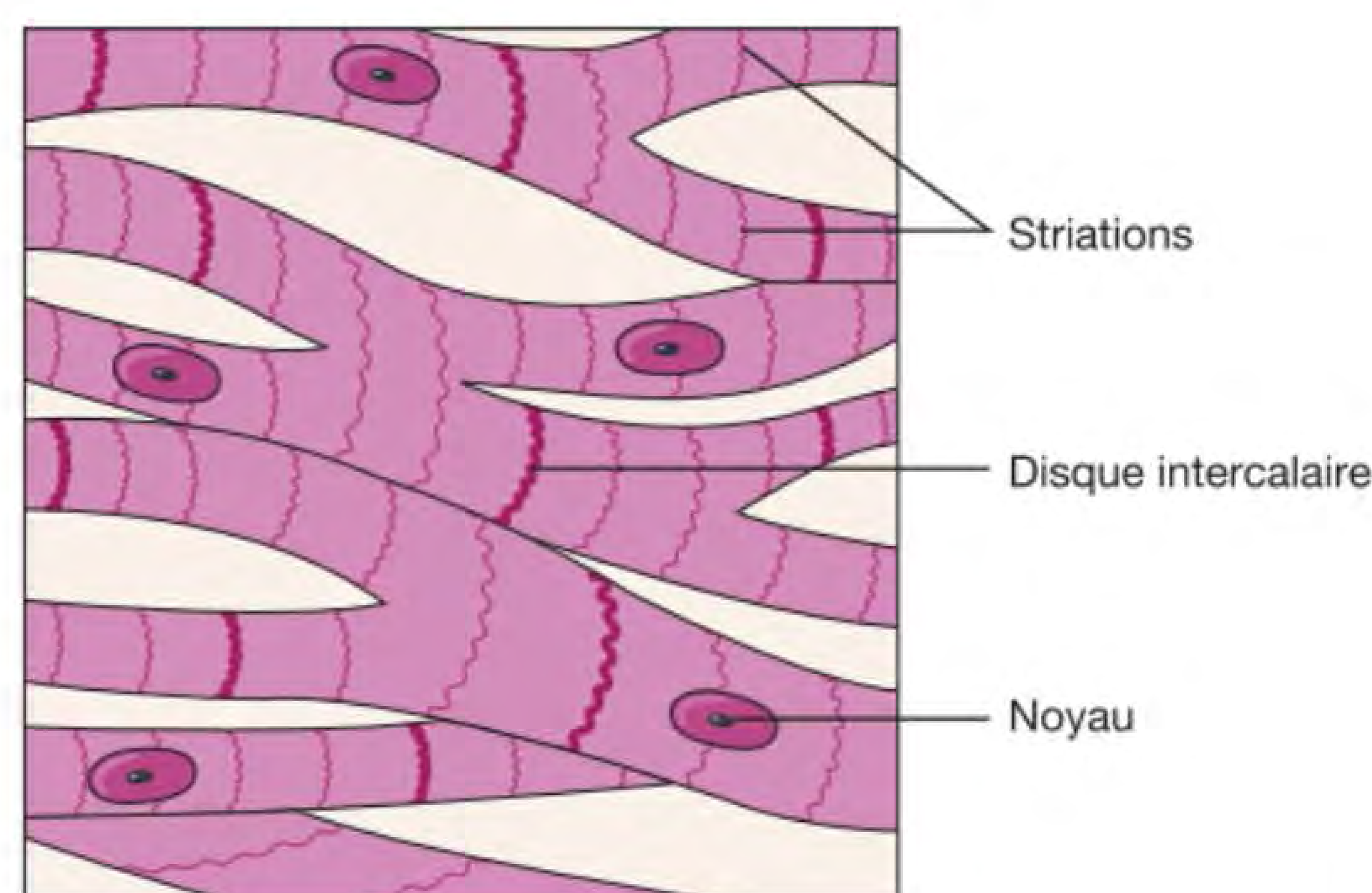
***Pourquoi le sang est-il considéré comme un tissu conjonctif ?***

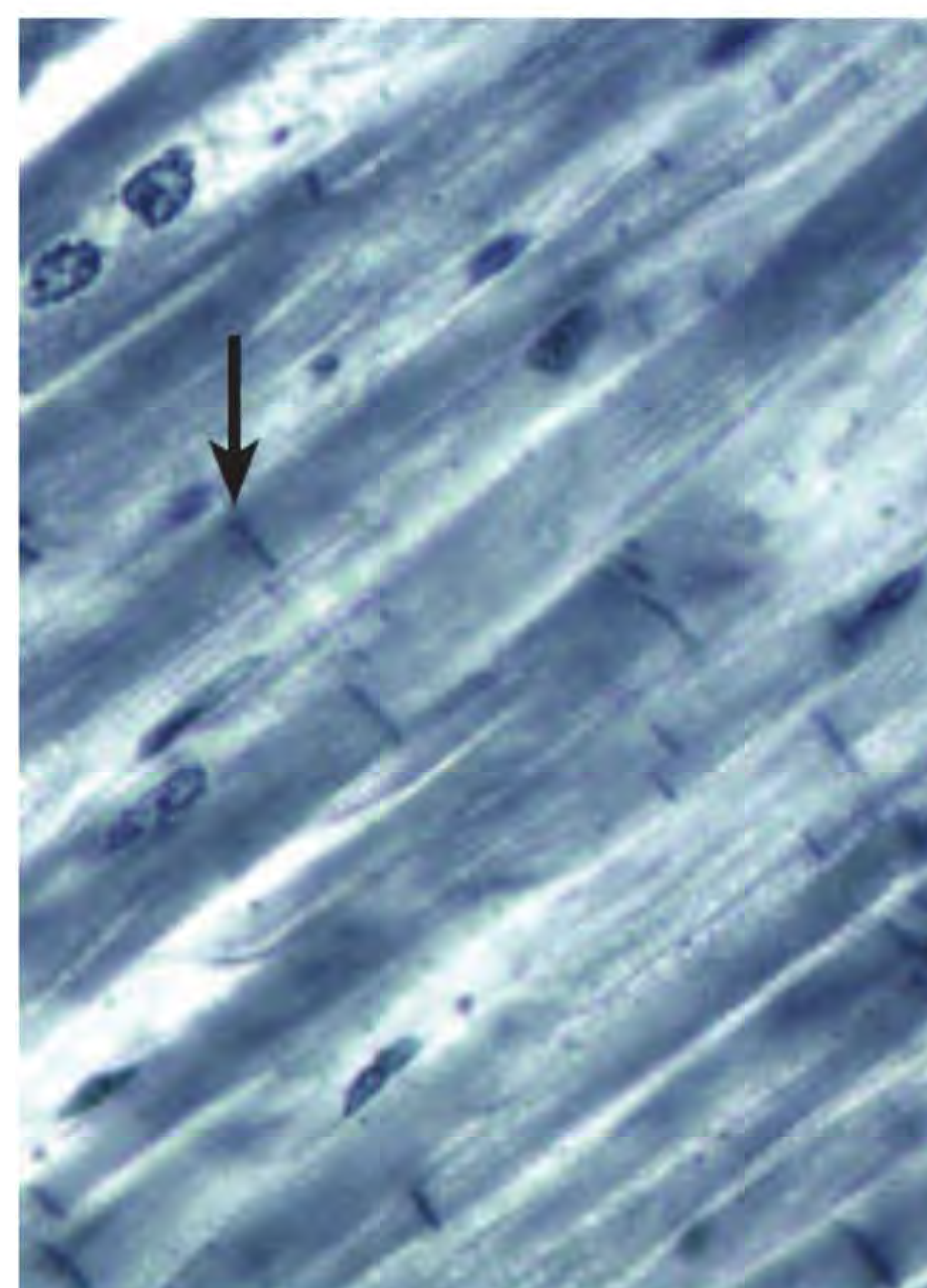
## 2.9 Organes

### Compétence à acquérir

1. Décrire un organe trouvé chez un mammifère.

**Les organes** (du grec *organnon*, une partie indépendante du corps) sont les unités fonctionnelles du corps d'un animal formées de plusieurs tissus. On peut citer comme exemples, le cœur, les poumons, le foie, la rate et les reins.



(*q*) **Tissu musculaire cardiaque :** Fibres striées ramifiées contenant un noyau et des jonctions cellulaires spécialisées appelées disques intercalaires (flèche) qui permettent aux ions (potentiels d'action) de se déplacer rapidement de cellule en cellule (Microscope optique × 500). **Localisation :** La paroi du cœur. **Fonction :** Propulsion du sang dans la circulation ; contrôle involontaire.

### Synthèse de la section 2.9

Un organe est l'unité fonctionnelle du corps d'un mammifère ; il est fait de plusieurs types de tissus et a généralement de multiples fonctions.

***Quel est le plus grand système d'organes du corps d'un animal ?***

## 2.10 Systemes d'organes

### Compétence à acquérir

1. Identifier les différents systèmes d'un vertébré

Le plus haut niveau d'organisation des animaux, qui suit, est celui du système d'organes (N.d.T. ou système tout court ou appareil). Un **système organique** (du grec *systema*, étant ensemble) est une association d'organes impliqués dans la réalisation d'une fonction générale. Chez les vertébrés supérieurs ce sont les systèmes tégumentaire, squelettique, musculaire, nerveux, endocrine, circulatoire, lymphatique, respiratoire, digestif, excréteur (urinaire) et reproducteur (Tableau 2.4). Les Chapitres 23 à 29 les traitent dans le détail.

Le dernier niveau d'organisation est celui de l'organisme. Toutes les parties du corps d'un animal fonctionnent de façon interdépendante et contribuent à faire de cet ensemble une entité vivante, un individu. Des mécanismes de contrôle et de régulation maintiennent un environnement interne constant. Cet état constant porte le nom d'**homéostasie** (du grec *homeo*, toujours le même + *stasis*, état). Dans un environnement extérieur en changement permanent, chaque animal doit être capable de maintenir cet état fixe.

**TABLEAU 2.4**
**Les systèmes organiques du corps**

| Systèmes | Organes principaux | Fonctions de base |
|---|---|---|
| Tégumentaire | Peau, cheveu, ongles | Protection, thermorégulation |
| Nerveux | Cerveau, moelle épinière, nerfs | Régulation des autres systèmes |
| Endocrine | Glandes sécrétrices d'hormones comme la glande pituitaire, la thyroïde et les surrénales | Sécrétion d'hormones, molécules régulatrices |
| Squelettique | Os et cartilages | Mouvement et support |
| Musculaire | Muscles squelettiques | Mouvements du squelette |
| Circulatoire | Cœur, vaisseaux sanguins, vaisseaux lymphatiques | Déplacement du sang et de la lymphe |
| Immunitaire | Moelle osseuse, organes lymphoïdes | Défense du corps contre les agents infectieux |
| Respiratoire | Poumons, voies aériennes | Échanges gazeux |
| Urinaire | Reins, uretères, urètre | Régulation du volume et de la composition du sang |
| Digestif | Bouche, estomac, intestin, foie, vésicule biliaire, pancréas | Fragmentation des aliments en molécules assimilables (nutriments) |
| Reproducteur | Gonades, génitalia externes, glandes et conduits associés | Perpétuation de l'espèce (humaine, par exemple) |

Les animaux ont besoin d'énergie pour survivre. Beaucoup de réactions chimiques qui produisent de l'énergie sont catalysées par des enzymes. Energie et enzymes sont les forces motrices et de contrôle des animaux. Tous les animaux extraient leur énergie des nutriments pour approvisionner leur métabolisme avec l'énergie de l'ATP.

## SYNTHÈSE DE LA SECTION 2.10

Les différents systèmes d'organes d'un vertébré sont tégumentaire, nerveux, endocrine, squelettique, musculaire, circulatoire, immunitaire, respiratoire, urinaire, digestif et reproducteur.

***Les différents systèmes d'un vertébré sont-ils interdépendants fonctionnellement, leurs activités se recouvrent-elles ?***

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

### L'origine des cellules eucaryotes

Les premières cellules étaient vraisemblablement de forme simple. Les données paléontologiques (fossiles) permettent de situer l'âge de la terre à environ 4 à 5 milliards d'années, l'apparition des premières cellules autour de 3,5 milliards d'années et l'émergence des eucaryotes à 1,5 milliard d'années.

La **théorie endosymbiotique** a été initialement proposée par Lynn Margulis, une biologiste de l'Université du Massachusetts à Amherst. Selon cette théorie, les eucaryotes résultent de la capture et de l'internalisation d'une cellule très simple et de petite taille par une cellule beaucoup plus grande et non nucléée. (Un **endosymbionte** est un organisme qui ne peut vivre qu'à l'intérieur d'un autre, dans le cadre d'une association à bénéfices réciproques. La **symbiose** est une association intime entre deux organismes appartenant à des espèces différentes. L'émergence de nouvelles formes évolutives à partir de ce phénomène est appelée **symbiogenèse**).

Plus récemment, les analyses d'ADN ont montré que les Archaea et les Eubacteria ont contribué à l'apparition des cellules eucaryotes selon le schéma suivant (Figure 2.1 de l'encadré). Il y a 2,5 milliards d'années, bactéries et cyanobactéries peuplaient le milieu aquatique. Pendant plusieurs millions d'années, les cyanobactéries ont enrichi l'atmosphère primitive en oxygène produit par photosynthèse. Les organismes qui toléraient l'oxygène libre ont commencé alors à se développer et se répandre.

Nous savons maintenant que l'oxygène libre peut réagir avec d'autres molécules et donner naissance à des produits toxiques (radicaux libres) susceptibles de perturber les fonctions biologiques normales. La possibilité de survivre dans un tel milieu, pour une cellule de grande taille comme celle d'un archae (*archean* ou *archeon*), aurait été d'internaliser, par phagocytose, une bactérie aérobie c'est-à-dire capable d'utiliser l'oxygène. La bactérie capturée aurait mis en jeu des réactions de détoxification de l'oxygène libre et des radicaux. La membrane de la vésicule d'endocytose serait devenue la membrane externe de la future mitochondrie. La membrane limitant la bactérie aurait été à l'origine de sa membrane interne. La cellule de grande taille aurait ainsi fourni un habitat à la bactérie, laquelle, en retour, lui aurait permis de survivre dans le nouvel environnement.

De façon similaire, des cyanobactéries ou d'autres bactéries photosynthétiques, capturées par des cellules archaeanes, auraient été à l'origine des chloroplastes et les cellules-hôtes seraient devenues les ancêtres des plantes vertes. Une fois l'endosymbiose réalisée, des changements génétiques dans les cellules capturées, leur auraient ôté toute aptitude à mener une vie libre hors de leur hôte. Pendant plusieurs millions d'années, cellules-hôtes et cellules capturées sont devenues dépendantes les unes des autres pour leur survie. Le résultat de cette interdépendance est la compartimentation des cellules eucaryotes modernes.

Bien que le mécanisme exact de l'évolution de la cellule eucaryote ne sera jamais connu avec certitude, l'émergence de cette organisation cellulaire a été le point de départ d'une complexification croissante qui a conduit à la diversification des formes de vie sur terre. Dans un premier temps, les cellules eucaryotes formées ont existé en tant que telles, comme organismes unicellulaires. Plus tard, certaines d'entre elles, en se regroupant, ont été à l'origine des organismes multicellulaires dans lesquels les cellules se spécialisent et forment les tissus ce qui, potentiellement, élargit le champ des fonctions susceptibles d'être réalisées. Les formes multicellulaires sont alors capables de s'adapter et de vivre dans une grande variété d'environnements.

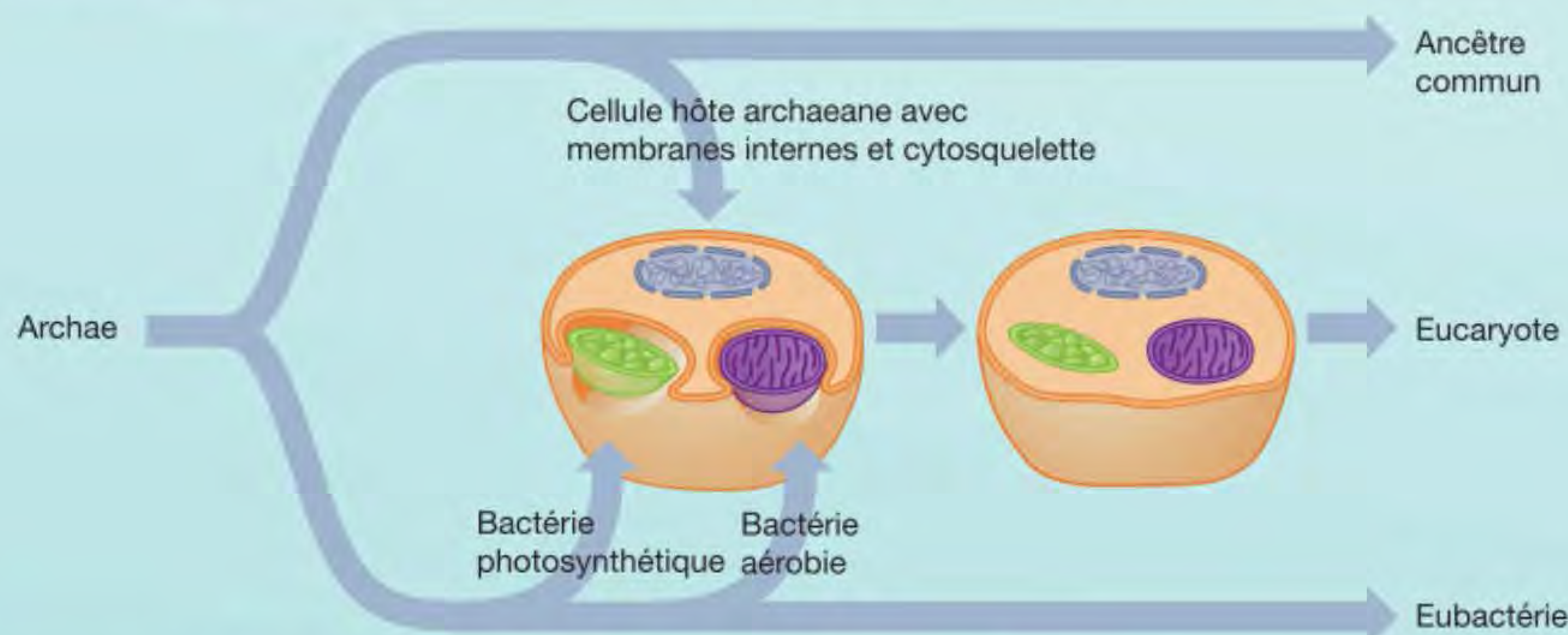



**FIGURE 2.1** L'origine des cellules eucaryotes. Selon la théorie endosymbiotique, les cellules eucaryotes résulteraient de la fusion de cellules eubactériennes avec des cellules d'archae, il y a plusieurs millions d'années. Les bactéries capturées auraient été éventuellement à l'origine des mitochondries et des chloroplastes. La cellule-hôte aurait fourni les éléments membranaires et cytosquelettiques qui auraient permis à la nouvelle cellule de se déplacer et d'internaliser des cellules plus petites de l'environnement aquatique dans lequel elles vivaient. Après transfert d'une partie de leur matériel génétique à l'ADN de la cellule-hôte, les cellules capturées sont devenues définitivement dépendantes de celle-ci.


**Animation**
Endosymbiose

## Résumé

**2.1 Que sont les cellules ?**

Toutes les cellules animales ont trois parties fondamentales : noyau, cytoplasme et membrane plasmique.

**2.2 Pourquoi la plupart des cellules sont-elles petites ?**

La cellule est petite parce que le rapport entre les volumes du noyau et du cytoplasme doit être maintenu à une valeur qui permette au noyau de contrôler le cytoplasme.

**2.3 Les membranes cellulaires**

Principalement composées de phospholipides et de protéines, les membranes de la cellule sont traversées par certaines substances. Cette propriété porte le nom de perméabilité sélective. La connaissance de la membrane plasmique est basée sur le modèle de la mosaïque fluide.

**2.4 Les membranes cellulaires**

Certaines molécules utilisent leur propre énergie pour traverser la membrane cellulaire selon leur gradient de concentration (haute vers basse concentrations). Les exemples de processus passifs sont la diffusion, la diffusion facilitée, l'osmose et la filtration.

Le transport actif des substances au travers de la membrane, à l'encontre de leur gradient de concentration (basse concentration vers haute concentration), requiert de l'énergie fournie par la cellule. Endocytose et exocytose sont deux autres modes de passage des molécules d'un bord à l'autre des membranes. Les trois types de processus endocytotiques sont la pinocytose, la phagocytose et l'endocytose médiée par des récepteurs.

**2.5 Cytoplasme, organites et composants cellulaires**

Le cytoplasme d'une cellule comprend deux parties. L'une, le système cytomembranaire, représente un ensemble de structures morphologiquement bien définies comme le réticulum endoplasmique, l'appareil de Golgi, les vacuoles et les vésicules. L'autre est la substance liquide ou fluide du cytosol.

Les ribosomes sont les sites de synthèse protéique.

Le réticulum endoplasmique (RE) se présente comme des séries de canaux aplatis qui assurent des fonctions de transport, de stockage d'enzymes et de protéines et servent de points d'attache pour les ribosomes. Les deux types de RE sont le RE rugueux et le RE lisse.

L'appareil de Golgi participe à la synthèse et la sécrétion des glycoprotéines et intervient dans la maturation et les modifications d'autres molécules (enzymes par exemple).

Les lysosomes renferment des enzymes qui participent à la digestion des nutriments, à l'élimination et au nettoyage de régions mortes ou endommagées.

Les microbodies sont des vésicules limitées par une membrane et qui contiennent une grande variété d'enzymes. Le peroxysome en est un exemple.

Les mitochondries convertissent l'énergie des nutriments en une forme utilisable par la cellule, l'ATP.

Les microtubules, les filaments intermédiaires et les microfilaments sont les composants du cytosquelette de la cellule.

Le cytosquelette assure le transport, le support et le déplacement intracellulaire des structures comme les organites et les chromosomes.

Les cils et les flagelles sont les appendices présents au niveau de la surface de certaines cellules. Ce sont des structures motrices.

Les centrioles participent à la division cellulaire et permettent le déplacement des chromosomes.

Les vacuoles sont des sacs membranaires qui font partie du système cytomembranaire.

Les vaults sont des organites de forme octogonale supposés intervenir dans le transport des ARN messagers, du noyau aux ribosomes.

**2.6 Le noyau : un centre d'information**

Le noyau contient l'ADN qui contrôle le programme génétique de la cellule et d'autres activités métaboliques.

L'enveloppe nucléaire est percée de pores au niveau desquels les substances entrent dans le noyau ou le quittent.

L'ADN, constituant majeur des chromosomes, est le support des gènes, séquences spécifiques de nucléotides qui contrôlent et régulent les activités cellulaires.

Le nucléole est le site de pré-assemblage des constituants des ribosomes.

**2.7 Niveaux d'organisation des animaux**

Les niveaux successifs à partir desquels est organisé un animal complexe sont les niveaux protoplasmique, cellulaire, tissulaire, celui des organes et, enfin, le niveau le plus élevé des systèmes.

**2.8 Tissus**

Les tissus sont des ensembles de cellules qui ont la même structure et assurent la même fonction. Il en existe quatre types fondamentaux : épithélial, conjonctif, musculaire et nerveux.

**2.9 Organes**

Un organe est composé de plus d'un tissu.

**2.10 Systèmes d'organes**

Un système est une association d'organes.

## Questions de révision sur les concepts

1. Quelle est, dans cette liste, la plus petite unité de vie qui existe en tant qu'entité séparée.
   a. Un système d'organes
   b. Les organes
   c. Les tissus
   d. Les cellules
   e. Les organites
2. La capacité de chaque cellule à maintenir un environnement interne constant est appelée
   a. évolution.
   b. homéostasie.

c. métabolisme.
d. adaptation.
e. sa physiologie.

3. Si le volume de la cellule augmente, sa surface par rapport au volume va
 a. diminuer.
 b. légèrement augmenter.
 c. rester la même.
 d. augmenter proportionnellement.
 e. beaucoup augmenter.
4. L'analyse chimique de la membrane plasmique ou de l'enveloppe nucléaire indiquerait la présence
 a. de microtubules et de microfilaments.
 b. uniquement de protéines.
 c. uniquement de lipides.
 d. de cellulose.
 e. de protéines et de phospholipides.
5. Quelle (s) structure (s), dans la liste suivante, renferme (nt) des enzymes et joue (nt) un rôle dans la digestion intracellulaire ?
 a. Ribosomes
 b. Appareil de Golgi
 c. Mitochondries
 d. Lysosomes
 e. Microfilaments

## Questions d'analyse et d'application

1. Pourquoi la mitochondrie est-elle considérée comme le « générateur de puissance » de la cellule ?
2. Un des grands thèmes de la zoologie moderne peut être intitulé « biologie des membranes ». Quels sont les principes de base qui unifient les différentes fonctions des membranes ?
3. Pourquoi le modèle courant de la membrane plasmique est-il appelé modèle de la « mosaïque fluide » ? Quel est le fluide et sur quoi repose sa fluidité ? De quoi la mosaïque est-elle faite ?
4. Si on pouvait visualiser l'osmose, figurer les particules de soluté et de solvant comme des entités individualisées, à quoi ressemblerait un gradient osmotique ?
5. Pourquoi certaines cellules animales peuvent-elles transporter du matériel à l'encontre de leur gradient de concentration ? Les animaux pourraient-ils survivre sans cette capacité ?



# 3

# Division cellulaire et hérédité

La reproduction est essentielle pour la vie. Chaque organisme existe parce que ses ancêtres ont pu se succéder en produisant une progéniture qui a pu se développer, survivre et atteindre l'âge de la reproduction. A l'échelle la plus basique la reproduction concerne une simple cellule. Pour des organismes unicellulaires, la reproduction cellulaire reproduit aussi l'organisme. Pour les organismes multicellulaires, la reproduction cellulaire est impliquée dans la croissance, la réparation et la formation des gamètes qui permettent à l'organisme de se reproduire.

Au niveau moléculaire, la reproduction met en jeu la capacité unique de la cellule à manipuler de grandes quantités d'ADN, la faculté de ce dernier à être répliqué puis à transférer l'information qui déterminera les caractéristiques des cellules de la génération suivante. La **génétique** (Gr. *gennan*, produire) étudie la façon dont l'information biologique est transmise d'une génération à une autre. La génétique moléculaire moderne fournit les explications moléculaires qui permettent de savoir comment l'information s'exprime dans l'organisme. Elle détient la clé pour comprendre les mécanismes de base de l'hérédité. L'information, dont l'ADN est le support, s'exprime sous la forme de toutes les sortes de protéines qui existent dans chaque individu. Les protéines déterminent les traits observables, la couleur des yeux et des cheveux par exemple et fonctionnent comme enzymes qui contrôlent le déroulement des réactions chimiques dans les organismes. À l'intérieur de certaines limites imposées par l'environnement, les animaux sont ce qu'ils sont par les protéines qu'ils synthétisent.

À l'échelle de l'organisme, la reproduction assure le transfert de l'ADN d'individus d'une génération à ceux de la génération suivante. L'approche classique de la génétique utilise la pratique de croisements et l'observation des profils de caractères hérités entre générations. Ce travail a commencé avec Gregor Mendel (1822–1884) et se poursuit actuellement.

Les travaux de Gregor Mendel ont été à l'origine d'une révolution en génétique qui a eu des effets retentissants sur la biologie et notre société. Les mécanismes de la génétique expliquent la transmission des caractères entre générations. Ils permettent aussi d'expliquer comment les espèces changent au cours du temps. Les aspects génétique et évolutif sont interdépendants en biologie et la biologie, sans l'un et l'autre, serait méconnaissable sous sa forme présente. Les technologies de la génétique détiennent un potentiel impressionnant pour améliorer le rendement des récoltes et les soins de santé mais la société doit prendre des mesures contre les débordements possibles en matière de clonage d'organismes entiers, de l'utilisation d'organismes génétiquement modifiés en guerre biologique et de l'application des technologies de la génétique aux hommes. Ce chapitre introduit les principes de la division cellulaire et de la génétique essentiels pour comprendre le fonctionnement des animaux et fournit également les connaissances indispensables pour appréhender les bases génétiques des changements évolutifs qui seront détaillés dans les Chapitres 4 et 5.

## Plan du chapitre



## 3.1 Les chromosomes eucaryotes

### Compétences à acquérir

1. Comparer les niveaux structuraux des chromosomes eucaryotes.
2. Faire la différence entre chromosomes sexuels et autosomes chez un animal diploïde.

L'ADN est le matériel génétique qui, associé à des protéines, forme les chromosomes des cellules eucaryotes. Durant une grande partie de la vie d'une cellule, les chromosomes sont dans un état décondensé appelé chromatine. Pendant cette période, les unités d'hérédité appelées **gènes** (Gr. *genos*, race) participent activement à la synthèse des protéines. Quand la cellule est en division, les chromosomes sont repliés et fortement condensés ce qui facilite leur répartition entre les cellules nouvelles en cours de formation. La structure des chromosomes est détaillée dans les paragraphes suivants.

La **chromatine** est composée d'ADN et de protéines histones. Cette association favorise les étapes successives de condensation des chromosomes en même temps qu'elle joue un rôle clef dans la régulation de l'activité de l'ADN.

Il y a cinq protéines histones différentes. Certaines d'entre elles s'assemblent et forment une particule « cœur ». L'ADN s'enroule autour du cœur histonique et l'ensemble constitue le **nucléosome** (Figure 3.1). La cinquième histone, parfois appelée protéine de liaison, n'entre pas dans la constitution du nucléosome mais permet l'ancrage de l'ADN et le repliement de la chaîne de nucléosomes en un solénoïde. Des repliements d'ordre supérieur forment des boucles, des rosettes et le chromosome final. Les modalités de cette structuration sont encore en cours d'investigation.

Toute la chromatine n'est pas également active. Certains gènes humains, par exemple, ne sont actifs qu'après l'adolescence. D'autres cas connus sont ceux de chromosomes entiers qui ne fonctionnent pas dans certaines cellules. Les portions inactives des chromosomes déterminent des profils de bandes sombres après coloration et représentent des **régions hétérochromatiques**. Les portions actives constituent les **régions euchromatiques**. Des altérations de la structure chromatinienne incluant, l'addition de groupements chimiques aux histones ou à l'ADN, la perte ou le repositionnement des nucléosomes et l'hypercondensation peuvent contrôler l'activité de la chromatine.

## Chromosomes sexuels et autosomes

C'est au début des années 1900 que l'attention s'est portée sur les chromosomes pour trouver une explication à la détermination des sexes mâle et femelle. La première évidence d'une base chromosomique de la détermination du sexe est venue de travaux menés sur l'insecte *Protenor*. Un chromosome fortement coloré, désigné chromosome X, est représenté de façon différente chez les mâles et les femelles. Toutes les cellules somatiques des mâles n'en renferment qu'un (XO) alors que celles des femelles en ont deux (XX). Par

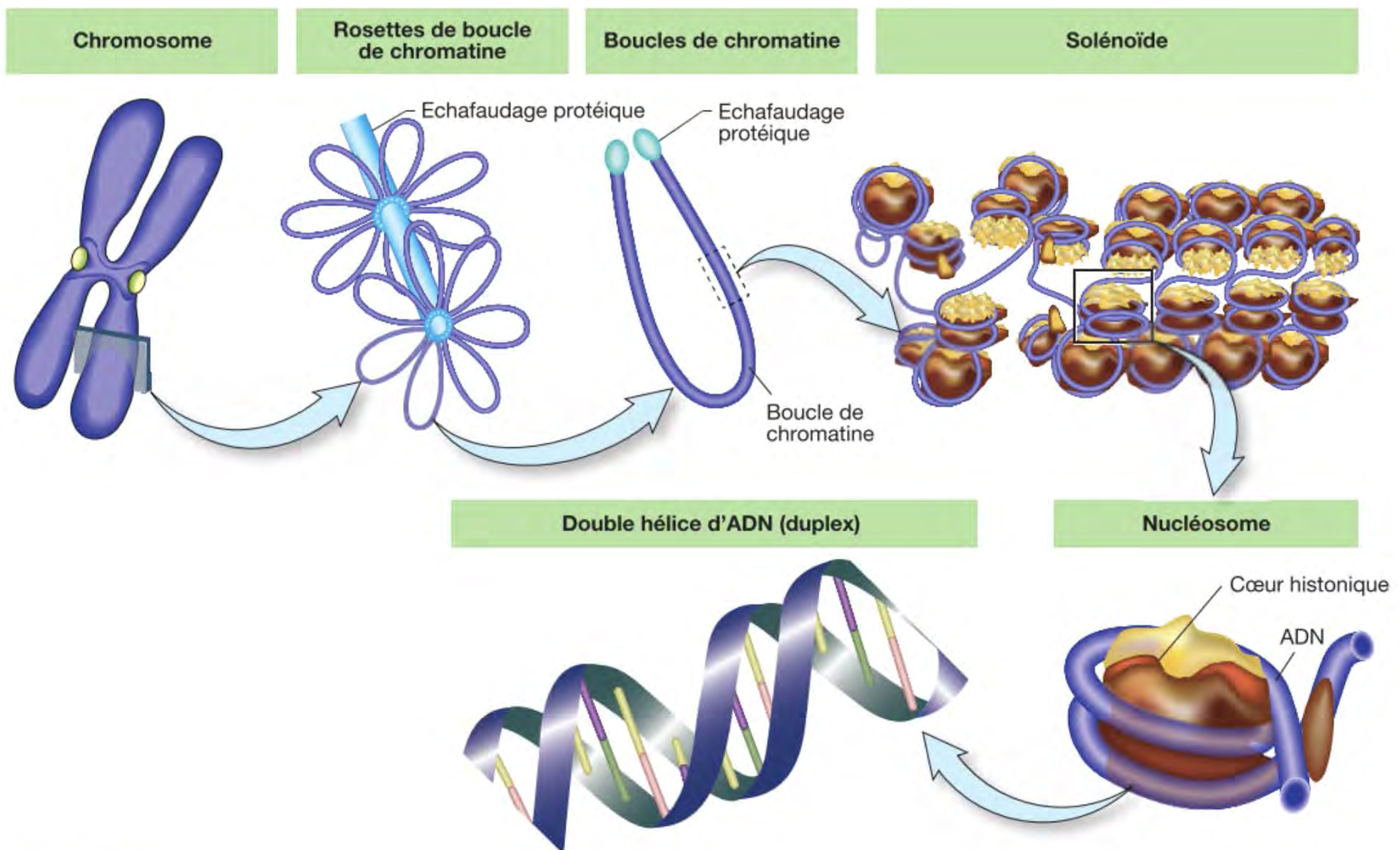



**FIGURE 3.1**

**Organisation des chromosomes eucaryotes.** Les chromosomes consistent en de longues molécules d'ADN enroulées autour de protéines histoniques. Le complexe ADN et histones est appelé nucléosome et la chaîne de nucléosomes est repliée en solénoïde. Le solénoïde forme des boucles disposées en rosettes autour d'un échafaudage protéique. Des compactions supplémentaires structurent le chromosome eucaryote (N. d. T. tel qu'il apparaît au cours de la division cellulaire).

ailleurs, la moitié des spermatozoïdes produits contiennent un chromosome X et l'autre moitié n'en a pas tandis que tous les gamètes femelles en ont un. Cette répartition suggère que la fécondation du gamète femelle par un spermatozoïde porteur d'un X engendrera une femelle alors que, par un spermatozoïde qui en est dépourvu, elle donnera un mâle. Comme l'illustre la Figure 3.2, ce système de détermination explique le ratio femelles et mâles proche de 50:50 chez cette espèce d'insecte. Les chromosomes qui sont représentés différemment chez les femelles et les mâles et qui interviennent dans la détermination du sexe sont **des chromosomes sexuels**. Les autres chromosomes sont des **autosomes** (Gr. *autos*, même + *soma*, corps).

Le système de détermination du sexe chez *Protenor* est du type X-O. C'est le système le plus simple car il ne fait intervenir qu'une sorte de chromosome. Beaucoup d'autres animaux (êtres humains et mouches par exemple) ont un système X-Y. Dans celui-ci, les mâles et les femelles ont un nombre équivalent de chromosomes mais les mâles sont généralement XY et les femelles XX. (Chez les oiseaux les chromosomes sexuels sont désignés par les lettres Z et X et la femelle est ZW). Bien que les chromosomes X et Y soient qualifiés de « sexuels » ils participent aussi à la détermination de caractères non liés au sexe. Cela est particulièrement vrai pour le chromosome X de la plupart des animaux. Il est de grande taille et porte des gènes qui codent pour de nombreux caractères. De façon similaire les autosomes portent souvent des gènes qui influencent des caractéristiques liées au sexe. Ce mode de détermination conduit également à la production approximative d'autant de mâles que de femelles.

| | Spermatozoïdes X | Spermatozoïdes Y |
|---|---|---|
| Œufs X | XX | XY |

1 femelle : 1 mâle

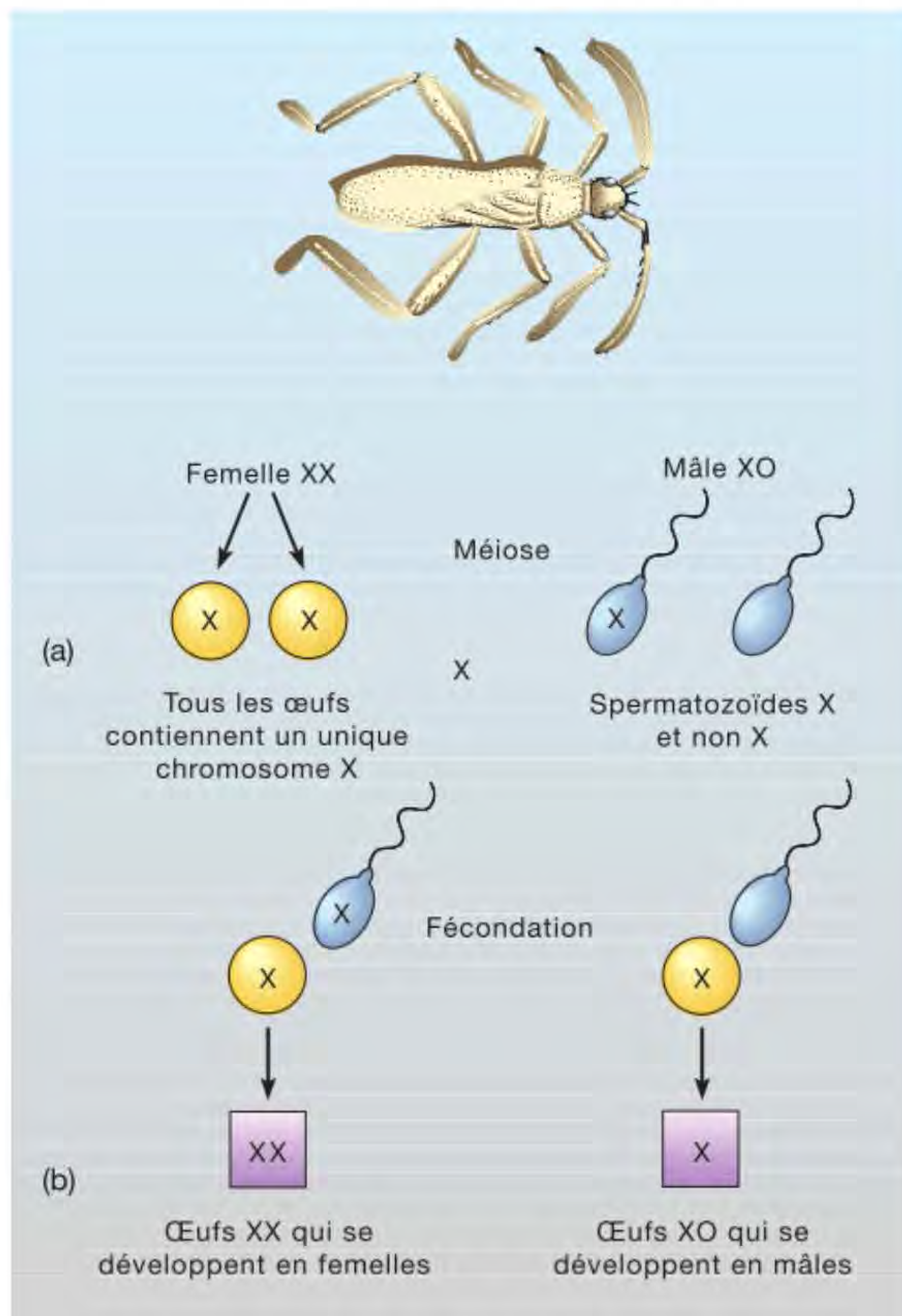



**FIGURE 3.2**

**Système X-O de détermination du sexe chez l'insecte *Protenor*.** (*a*) Chez les femelles, toutes les cellules à l'exception des gamètes possèdent deux chromosomes X. Durant la méiose, les chromosomes X homologues ségrégent et tous les œufs ne renferment qu'un chromosome X. Les mâles ont un seul chromosome X par cellule. A l'issue de la méiose, la moitié des spermatozoïdes a un chromosome X, l'autre n'en a pas. (*b*) A l'issue de la fécondation la moitié des descendants ont un chromosome X (ce sont des mâles), l'autre en a deux (ce sont des femelles).

## Nombre de chromosomes

Le nombre de chromosomes est constant à l'intérieur d'une espèce, mais est très variable d'une espèce à une autre.

Les chromosomes se regroupent en assortiments (jeux) et chaque assortiment renferme un nombre de chromosomes caractéristique d'une espèce animale et désigné par « N ». N définit le nombre de types différents de chromosomes. La plupart des animaux ont deux jeux soit un nombre 2N de chromosomes. C'est la condition **diploïde** (Gr. *di*, deux + *eoides*, doublé). Quelques animaux n'ont qu'un jeu ou un nombre N de chromosomes (comme les gamètes) et sont **haploïdes** (Gr. *hapl*, seul) (ex : mâles d'abeilles et quelques rotifères).

Très peu d'animaux (ex : artémie, charançons, quelques vers plats et quelques cloportes) ont plus qu'un nombre diploïde de chromosomes ; ils sont **polyploïdes** (Gr. *polys*, plus). Le surnombre de chromosomes sexuels interfère apparemment avec le succès de la reproduction. La reproduction asexuée est souvent associée à la polyploïdie.

### Synthèse de la section 3.1

Dans les cellules eucaryotes l'ADN et les protéines sont associés et forment des nucléosomes. Les degrés de condensation produisent la chromatine et les chromosomes. Les chromosomes condensés peuvent être distingués les uns des autres. Les chromosomes sexuels sont différents dans les sexes opposés alors que les autosomes sont similaires.

***Les procaryotes (bactéries par exemple) ont de l'ADN qui reste dans un état décondensé au travers de leurs cycles de vie. L'ADN, qui est en quantité moindre que chez les eucaryotes, n'est pas associé à des histones. Pourquoi, d'après vous, la chromatine des eucaryotes subit-elle un processus de condensation ?***

# 3.2 Division cellulaire mitotique

### Compétences à acquérir

1. Expliquer l'intérêt de la division cellulaire par mitose chez les animaux.
2. Expliquer pourquoi les évènements de la division mitotique conduisent à la production de cellules filles identiques aux cellules parentales.

La division cellulaire intervient, chez tous les animaux, durant le développement embryonnaire, la croissance et les processus de réparation. La division de la cellule se déroule en deux étapes : la **mitose** qui est la division du noyau et la **cytocinèse (ou cytokinèse)** (Gr. *kytos*, vaisseau creux + *kinesis*, mouvement) qui est celle du cytoplasme. Entre deux divisions (interphase) la cellule croît et accomplit ses différentes activités métaboliques. Le **cycle cellulaire** est la période qui sépare le moment où une cellule est produite de celui où elle termine sa division (Figure 3.3).

La phase $G_1$ (première croissance ou gap) représente la phase précoce de croissance de la cellule. Durant la phase S (synthèse de l'ADN) la croissance se poursuit mais cette phase est marquée par la réplication de l'ADN. La phase $G_2$ (seconde croissance ou gap) prépare la cellule à la division. Elle inclut la division des mitochondries et des autres organites, la synthèse des microtubules et des protéines à l'origine des fibres du fuseau mitotique et de la condensation chromosomique. La phase M (mitotique) est celle où se déroulent les évènements qui conduisent à la répartition des chromosomes dans les deux cellules-filles et la division du cytoplasme (cytokinèse).

## Interphase : réplication du matériel héréditaire

L'**interphase** (L. *inter*, entre) (comprend les phases $G_1$, S et $G_2$) occupe à peu près 90 % de la durée du cycle cellulaire. C'est la période pendant laquelle se déroulent les activités normales de la cellule. L'interphase prépare le stade de la division puisque la réplication de l'ADN a lieu pendant la phase S.

Avant que la cellule ne se divise, une copie exacte de son ADN est fabriquée. Le processus est appelé réplication car la double hélice d'ADN forme une réplique ou duplicata d'elle-même. La réplication est essentielle pour que chaque cellule-fille reçoive un matériel génétique identique à celui de la cellule parentale. Le résultat de la réplication est une paire de chromatides-sœurs (Figure 3.4). La chromatide est la copie du chromosome produite par réplication. Chaque chromatide est reliée à l'autre copie (sa sœur) au niveau d'un point de constriction dénommé centromère. Le **centromère** correspond à une séquence spécifique d'ADN d'environ 200 nucléotides qui occupe une position précise sur un chromosome donné. Un disque de protéines, le **kinétochore**, est lié à chaque centromère. C'est, éventuellement, un site d'attachement pour les microtubules du fuseau mitotique.

Alors que le cycle passe à la phase $G_2$, les chromosomes commencent à se condenser. Durant cette phase la cellule met en place les structures qui seront ultérieurement utilisées pour le déplacement des chromosomes aux pôles opposés de la cellule. Les centrioles, par exemple, se répliquent et il y a une synthèse importante des protéines constitutives des microtubules.

## La mitose

Elle est subdivisée en quatre phases : prophase, métaphase, anaphase et télophase. Dans une cellule en division, toutefois, le processus est continu et glisse insensiblement d'une phase à l'autre (Figure 3.5).

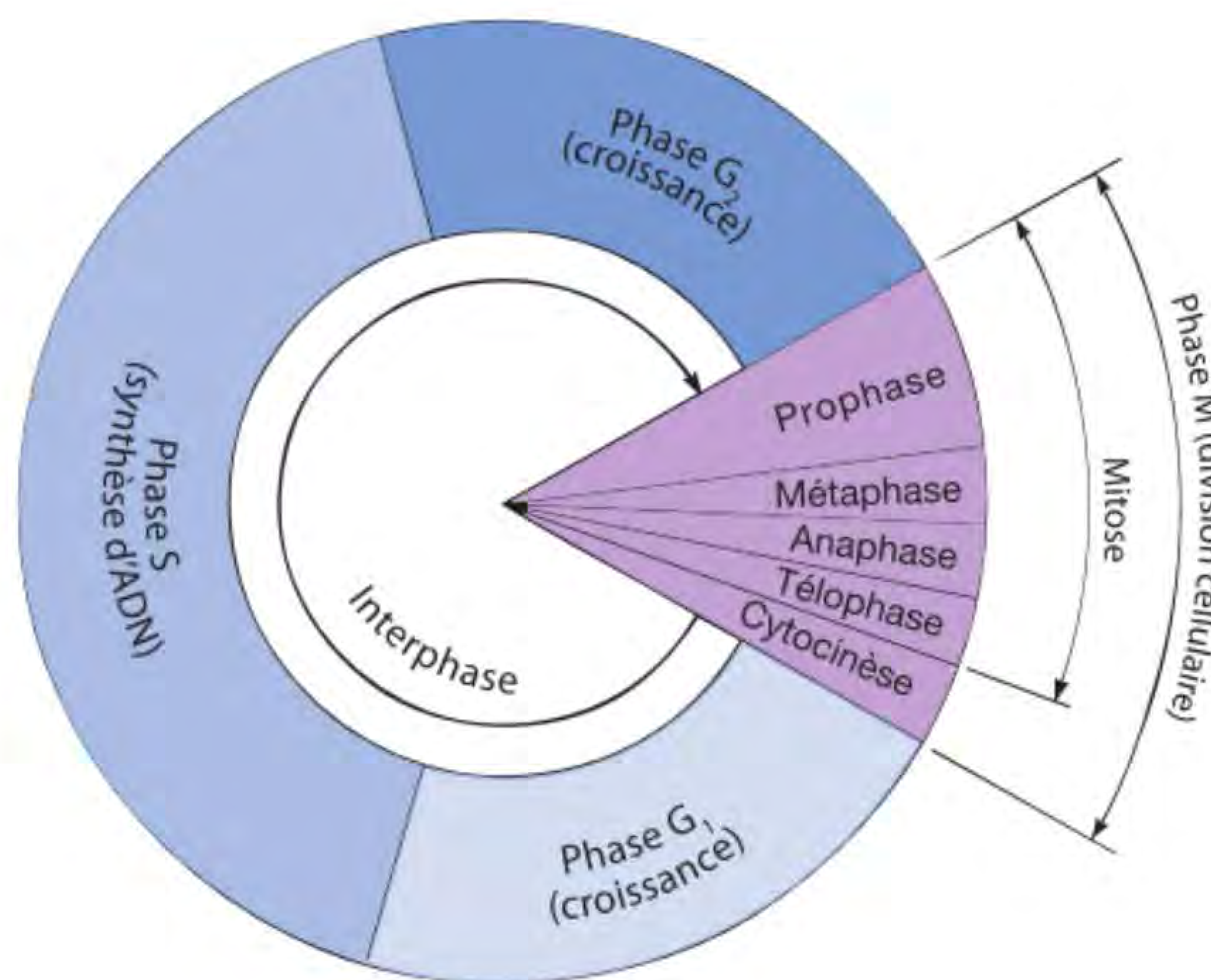



**FIGURE 3.3**

**Le cycle de vie d'une cellule eucaryote.** Durant la phase $G_1$, les composants cellulaires sont synthétisés et le métabolisme cellulaire se déroule, conduisant généralement à la croissance de la cellule. Durant la phase S (synthèse), les chromosomes se répliquent et sont formés de deux copies identiques ou chromatides sœurs. Durant la phase $G_2$, métabolisme et croissance se poursuivent jusqu'à ce que la phase de division soit atteinte. Ce schéma est généralisable mais la durée des différentes phases varient considérablement d'un type cellulaire à un autre. *Source : Stuart Ira Fox,* Human Physiology, *4th ed., copyright © 1993 Wm. C. Brown Communications, Inc., Dubuque, Iowa.*



**Animation** Cycle cellulaire

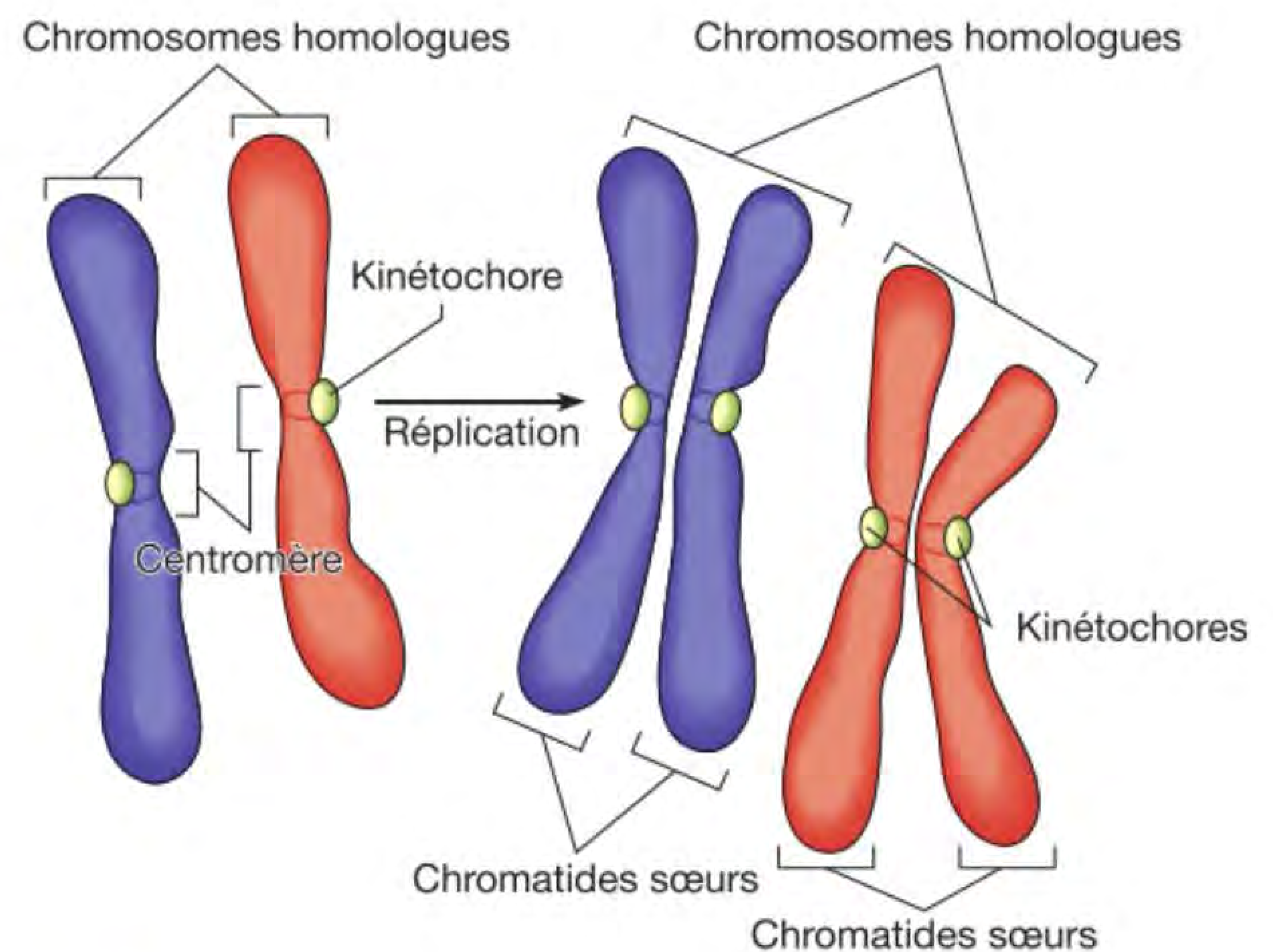



**FIGURE 3.4**

**Réplication chromosomique et chromosomes homologues.** La réplication chromosomique intervient pendant l'interphase du cycle cellulaire. Avant la réplication (phase S du cycle cellulaire), les chromosomes sont constitués d'une seule chromatide. Les chromosomes non répliqués sont schématisés dans un état condensé pour faciliter la comparaison. Ils sont en fait sous la forme de chromatine non condensée durant la réplication. A l'issue de la réplication les chromosomes sont doubles, constitués de deux chromatides identiques liées au niveau du centromère. Les chromosomes homologues (décrits plus loin dans le chapitre) sont représentés colorés en rouge et en bleu. Ils portent les gènes déterminant les mêmes caractères ; un homologue est reçu du parent maternel, l'autre est d'origine paternelle.

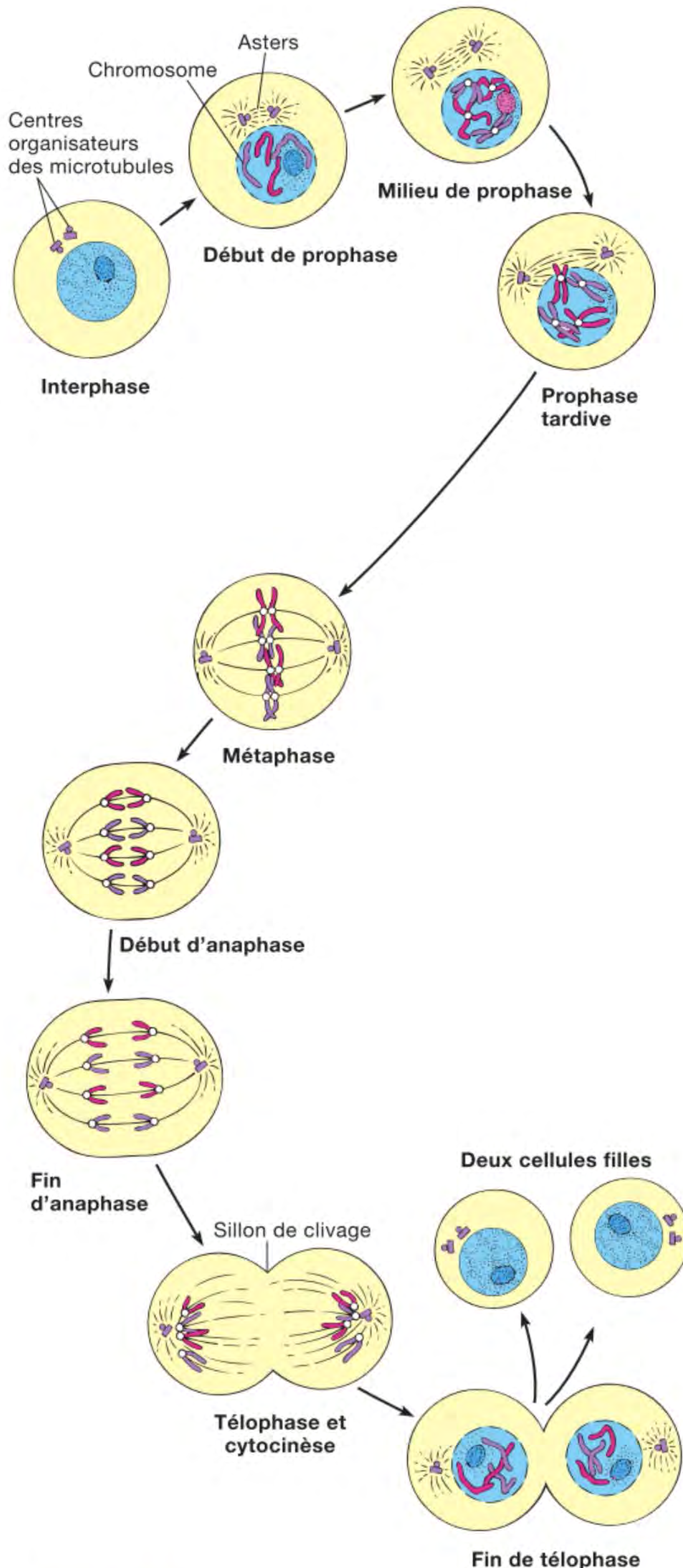



**FIGURE 3.5**

**La succession Mitose et Cytocinèse.** La mitose est un processus continu durant lequel les éléments nucléaires d'une cellule se divisent en deux parties égales. La cytocinèse (ou cytokinèse) est la division du cytoplasme de la cellule.

La première phase de la mitose, **prophase** (Gr. *pro*, avant + phase) débute quand les chromosomes deviennent visibles au microscope optique sous la forme de structures filamenteuses. Les nucléoles et l'enveloppe nucléaire commencent à se fragmenter et les deux paires de centrioles s'éloignent l'une de l'autre. À la fin de la prophase elles sont aux pôles opposés de la cellule. Des centrioles rayonnent des microtubules qui forment les **asters** (L. *aster*, petite étoile), lesquels ancrent chaque centriole à la membrane plasmique. Entre les centrioles les microtubules forment un faisceau de fibres qui s'étend d'un pôle à un autre. Les asters, le fuseau, les centrioles et les microtubules constituent le **fuseau mitotique** (ou appareil mitotique). Tandis que la prophase se poursuit, un second groupe de microtubules pousse et connecte chaque chromatide-sœur aux pôles du fuseau. Ce sont les microtubules kinétochoriens.

Alors que la cellule passe en **métaphase** (Gr. *meta*, après + phase) les chromosomes répliqués (chromosomes à deux chromatides) commencent à s'aligner au centre de la cellule, dans le plan équatorial du fuseau. Vers la fin de la métaphase, les centromères se divisent et les chromatides se détachent l'une de l'autre mais restent à proximité et alignées. Une fois que les centromères se sont divisés, les chromatides-sœurs sont considérées comme des chromosomes à part entière (chromosomes-frères).

Durant l'**anaphase** (Gr. *ana*, vers le haut + phase), le raccourcissement des microtubules du fuseau mitotique et, peut-être, l'activité de protéines motrices du kinétochore, séparent chaque chromosome de sa copie et les entraînent vers leurs pôles respectifs. L'anaphase se termine quand tous les chromosomes ont atteint les pôles de la cellule. À chaque pôle se trouve alors un jeu complet et identique de chromosomes.

La **télophase** (Gr. *telos*, fin + phase) débute une fois que les chromosomes sont arrivés aux pôles opposés de la cellule. Durant la télophase le fuseau mitotique se désassemble. Une enveloppe nucléaire se forme autour de chaque lot de chromosomes qui commencent à se décondenser (expression des gènes) et le nucléole est synthétisé. La cellule se pince, s'étrangle en son milieu. La mitose est terminée mais la division cellulaire ne l'est pas encore.




## Cytocinèse : partition du cytoplasme

La division du cytoplasme ou cytocinèse est l'étape finale de la division cellulaire. Elle peut démarrer plus tôt, à la fin de l'anaphase ou au début de la télophase. Une ceinture de microfilaments appelée anneau contractile pince la membrane pour former le sillon de clivage. Le sillon s'approfondit et sépare deux cellules–filles génétiquement identiques.

### Synthèse de la section 3.2

La division cellulaire par mitose est le moyen par lequel les cellules animales se reproduisent pendant le développement embryonnaire, la croissance et la réparation. Les divisions mitotique (nucléaire) et cytoplasmique d'une cellule parentale produit deux cellules-filles qui sont génétiquement identiques aux cellules parentales.

***Pourquoi la division mitotique d'une cellule diploïde est-elle utile pour la croissance et les processus de réparation et non pour la production des ovules et des spermatozoïdes ?***

# 3.3 Méiose : la base de la reproduction sexuée

## Compétences à acquérir

1. Expliquer l'importance de la division cellulaire méiotique chez les animaux.
2. Expliquer pourquoi à l'issue des deux divisions de la méiose sont produites des cellules haploïdes ?

La reproduction sexuée requiert la contribution de deux cellules sexuelles différentes, ovule et spermatozoïde, appelées **gamètes** (GR. *gamete*, femme ; *gametes*, mari). Chez les animaux, le spermatozoïde fusionne avec l'ovule au cours de la fécondation pour former une cellule unique ou **zygote** (Gr. *zygotos*, accouplé). Le zygote est la première cellule du futur animal. La fusion des noyaux à l'intérieur de l'œuf associe l'information génétique des deux parents, chacun d'eux contribuant ainsi pour moitié.

Pour maintenir constant le nombre de chromosomes dans la génération suivante, la reproduction sexuée doit produire des gamètes qui renferment un nombre de chromosomes réduit de moitié par rapport à celui des cellules somatiques. Toutes les cellules du corps de la plupart des animaux ont un nombre diploïde (2N) de chromosomes. Un type de division appelé **méiose** (Gr. *meiosis*, diminution) intervient dans des cellules spécialisées des ovaires et des testicules pour réduire le nombre de chromosomes et l'amener au nombre haploïde (1N). La combinaison des noyaux des gamètes au cours de la fécondation restaure le nombre diploïde.

La méiose débute après la phase $G_2$ du cycle cellulaire, après la phase de réplication de l'ADN. Deux divisions nucléaires successives, méiose I et méiose II, interviennent. Le résultat est la formation de quatre cellules-filles, chacune renfermant la moitié du nombre de chromosomes de la cellule parentale. Toutefois, ces cellules ne sont pas génétiquement identiques. Comme la mitose, la méiose est un processus continu. Par convenance elle est subdivisée selon les phases qui suivent.

## La première division méiotique

En prophase I, les chromosomes deviennent visibles au microscope optique (Figure 3.6*a*). Ils sont en nombre diploïde. Chaque type de chromosomes est en double exemplaire, l'un d'origine paternelle, l'autre d'origine maternelle. **Les chromosomes homologues** portent les mêmes gènes, ont la même longueur et ont un profil de bandes similaire après coloration ; ils forment des paires assorties (voir Figure 3.4). Durant la prophase I, les chromosomes homologues de chaque paire s'alignent l'un contre l'autre selon un processus appelé **synapsis** (Gr. *synapsis*, conjonction), formant une **tétrade** de chromatides (ou un bivalent). La tétrade comprend ainsi les deux chromosomes homologues, chacun d'eux avec sa copie ou chromatide-sœur (Figure 3.7). Un réseau de protéines et d'ARN s'étend entre les chromatides-sœurs des deux chromosomes homologues. Ce réseau maintient les chromatides dans une position précise de telle sorte que les gènes d'une chromatide sont à la même hauteur que ceux portés par la chromatide du chromosome homologue.

La synapsis initie aussi une série d'évènements connue sous le nom de **crossing-over** au cours duquel les chromatides non sœurs des deux chromosomes homologues d'une tétrade échangent des segments d'ADN (Figure 3.7). Ce processus redistribue l'information génétique dans les paires de chromosomes homologues et produit de nouvelles combinaisons de gènes dans les chromatides des paires homologues. Ainsi chaque chromatide renferme-t-elle, à la fin du processus, de nouvelles combinaisons des instructions qui déterminent les caractères. Le crossing-over est une forme de **recombinaison génétique** et représente une source majeure de variabilité génétique dans une population d'une espèce donnée.

En métaphase I les microtubules s'agencent en un fuseau comme dans la mitose (*voir Figures 3.4 et 3.5*). Toutefois, contrairement à la mitose où les chromosomes ne s'apparient pas, les paires d'homologues se regroupent au centre de la cellule avec les centromères disposés de part et d'autre du plan équatorial du fuseau.

L'anaphase I débute avec la séparation des chromosomes homologues et leur déplacement vers chaque pôle. Parce ce que l'orientation de chaque paire au centre de la cellule est aléatoire, leur séparation est indépendante et la répartition des homologues à chacun des deux pôles est aléatoire. La distribution aléatoire des membres de chaque paire d'homologues aux pôles de la cellule et les recombinaisons génétiques du crossing-over entre chromosomes homologues (prophase I) font que les deux cellules produites à l'issue de la première division ne sont pas génétiquement identiques.


**Animation** Méiose Crossing-Over


**Animation** Méiose I

## La seconde division méiotique

Méiose II ressemble à une division mitotique ordinaire à l'exception qu'elle se déroule dans des cellules dont le nombre de chromosomes est réduit de moitié (*voir Figure 3.6b*). Prophase II, métaphase II, anaphase II et télophase II en sont les quatre phases. A l'issue de la télophase II et de la cytocinèse quatre nouveaux « produits de division » sont formés. Chez la plupart des animaux, chacun d'eux est haploïde et fonctionne directement comme gamète (cellule sexuelle).


**Animation** Méiose II

## Spermatogenèse et ovogenèse

Le résultat de la méiose, chez la plupart des animaux, est la formation de cellules spermatiques et de cellules œufs. La **spermatogenèse** produit des cellules spermatiques matures ou spermatozoïdes et se déroule conformément à la séquence précédemment décrite. Les quatre produits de la méiose (N. d. T. : les spermatides) acquièrent souvent un flagelle pour le déplacement et une structure coiffante qui facilite la pénétration dans l'œuf. **L'ovogenèse** produit un ovule mature ou œuf. Elle diffère de la spermatogenèse dans le sens où un seul des quatre produits de la méiose se développe en un gamète fonctionnel. Les autres produits sont appelés globules polaires et se désintègrent, éventuellement. Chez certains animaux l'œuf mature est issu de la première division méiotique et complète sa méiose une fois fécondé par le spermatozoïde.

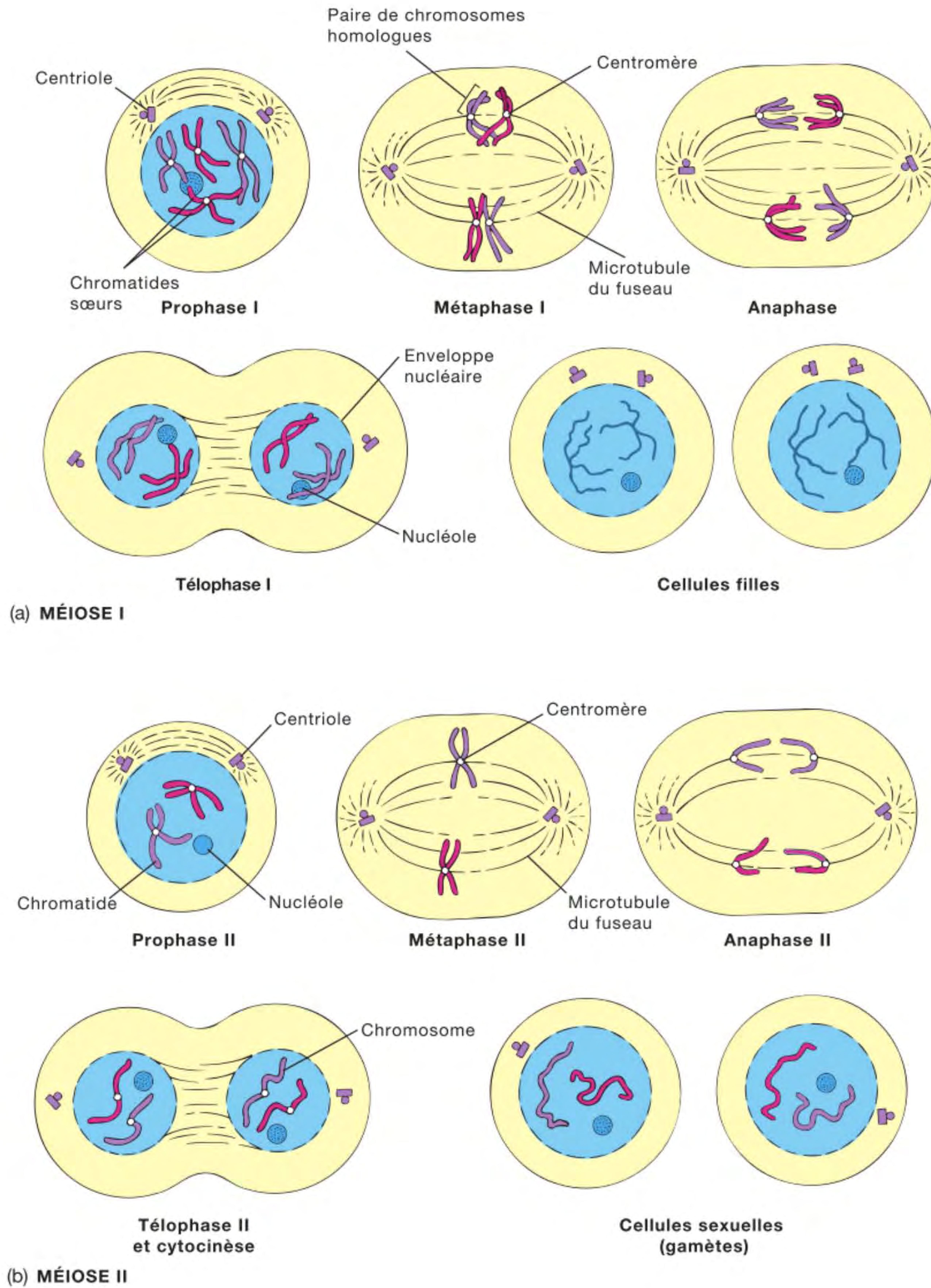



**FIGURE 3.6**

**Méiose et Cytocinèse.** (*a*) Stades de la première division méiotique. (*b*) Stades de la deuxième division méiotique.

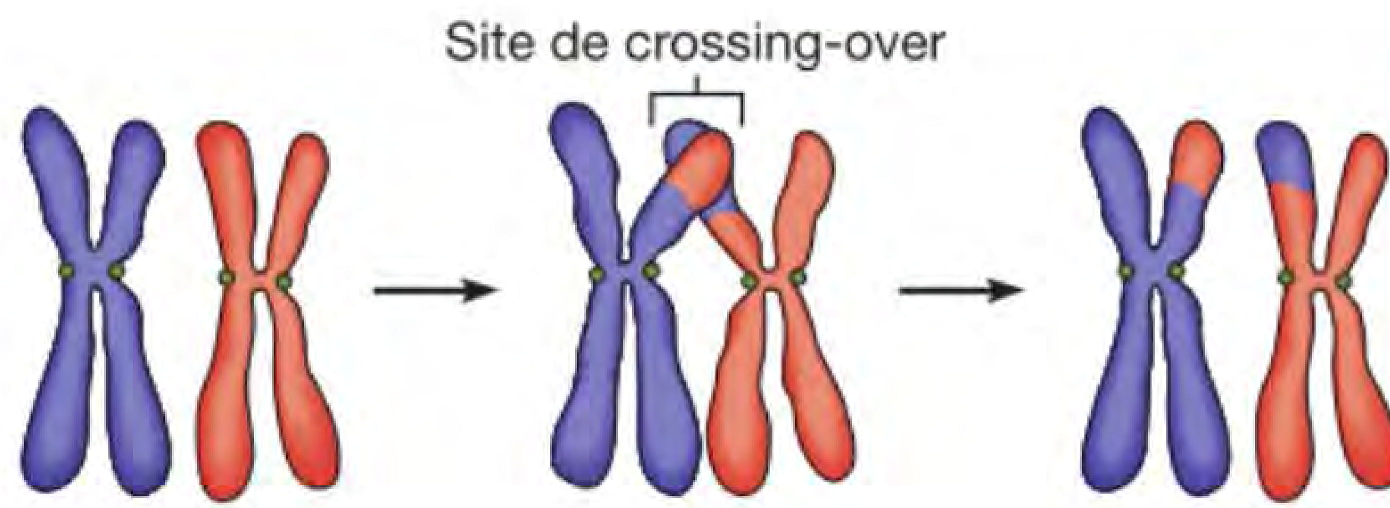



**FIGURE 3.7**

**Synapsis et Crossing-over.** La synapsis est l'appariement serré gène à gène des chromosomes homologues durant la prophase I de méiose. Les interactions moléculaires entre chromosomes homologues comprennent cassure et jonction entre chromatides non sœurs avec échange de régions de leurs bras. Un tel échange porte le nom de crossing-over.

## Synthèse de la section 3.3

La division cellulaire méiotique est le processus qui conduit à la formation de gamètes haploïdes (1N). Elle se déroule en deux temps, avec deux divisions successives des noyaux et des cytoplasmes, durant lesquelles les chromosomes homologues de chaque paire s'apparient (synapsis), échangent des segments (crossing-over) puis se séparent et se répartissent dans les gamètes qui renferment ainsi la moitié des chromosomes des cellules parentales. La fécondation rétablit le nombre diploïde (2N) de chromosomes dans le zygote.

***Pourquoi les évènements de la première division méiotique sont-ils si importants pour le résultat final du processus de division cellulaire par méiose ?***

# 3.4 ADN : le matériel génétique

## Compétence à acquérir

1. Expliquer les particularités de l'ADN qui lui permettent d'assurer les quatre fonctions d'une molécule génétique.

Les biologistes du XX^e siècle ont réalisé qu'une molécule qui sert de matériel génétique doit avoir certaines caractéristiques qui permettent d'expliquer les propriétés du vivant. En premier, le matériel génétique doit être capable de coder la séquence des acides aminés des protéines et de contrôler la synthèse des protéines. En second il doit être capable de se répliquer avant la division de la cellule. En troisième, il doit être localisé dans le noyau. En quatrième, il doit pouvoir varier au cours du temps pour rendre compte des changements évolutifs. Une seule molécule, l'ADN (acide désoxyribonucléique) remplit ces quatre conditions.

## Le modèle de la double hélice

Deux catégories de molécules participent à la synthèse des protéines. Les deux sont des polymères d'unités de base similaires, les nucléotides, d'où leur nom d'acides nucléiques. L'une d'elles, **l'acide désoxyribonucléique** ou **ADN**, est le matériel génétique ; l'autre, **l'acide ribonucléique** ou **ARN**, est synthétisée dans le noyau puis migre dans le cytoplasme où elle intervient dans la synthèse des protéines. L'étude des mécanismes selon lesquels l'information

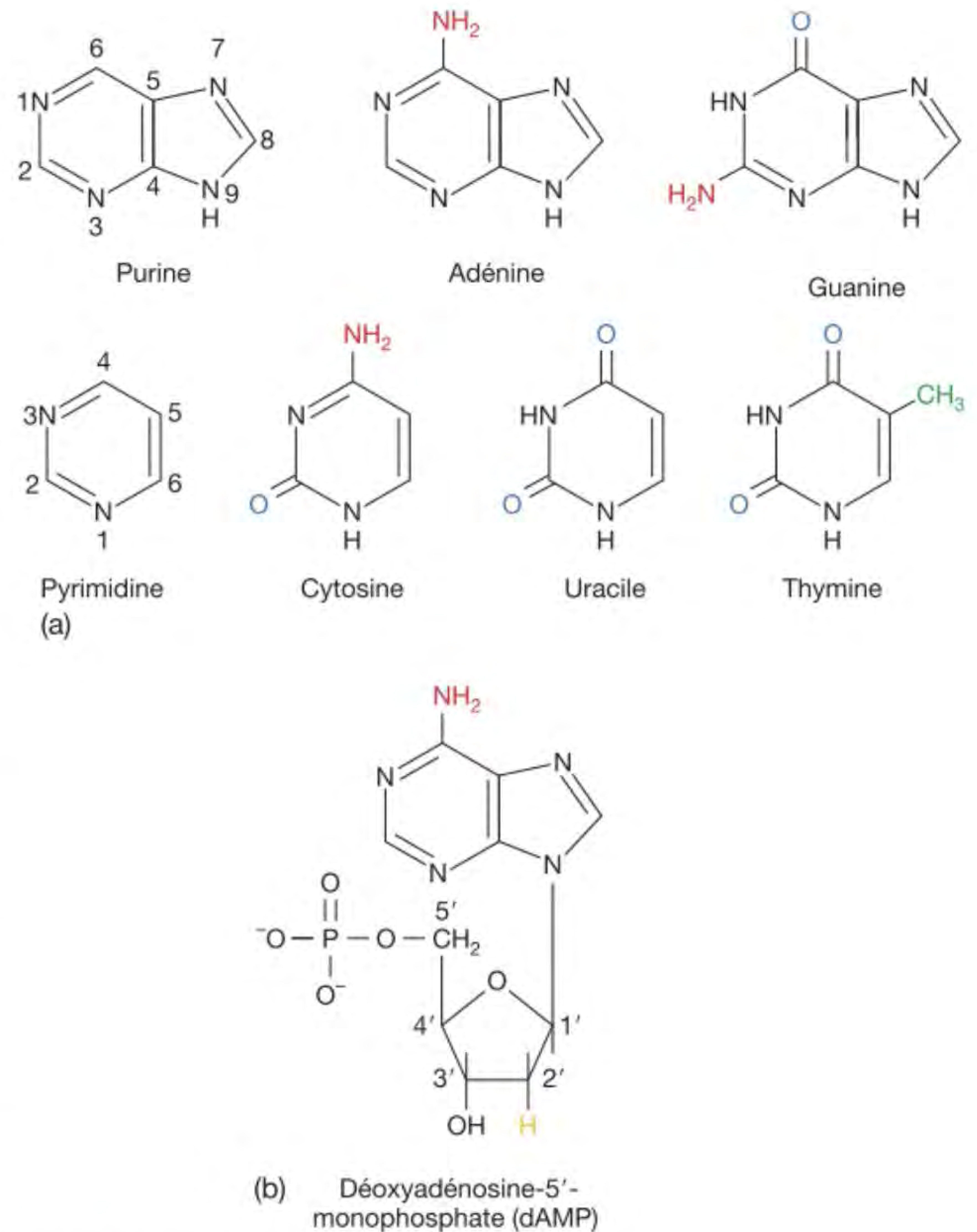



**FIGURE 3.8**

**Composants des acides nucléiques.** (*a*) Les bases azotées de l'ADN et de l'ARN. (*b*) Les nucléotides sont formés d'une base azotée liée au carbone 1′ d'un sucre pentose et d'un acide phosphorique attaché au carbone 5′ du sucre. ( Les atomes de carbone du sucre sont numérotés avec des primes pour les distinguer de ceux de la base azotée). Le sucre dans l'ADN est le déoxyribose (ou désoxyribose N. d. T.) et le ribose dans l'ARN. Dans le ribose un groupement hydroxyle (–OH) remplace l'hydrogène marqué en jaune.

stockée dans l'ADN code pour l'ARN et la protéine est la **génétique moléculaire**.

Comme nous l'avons indiqué ADN et ARN sont des molécules de grande taille dont les sous-unités sont les nucléotides (Figure 3.8). Un nucléotide est composé d'une base azotée à deux (**purine**) ou un cycle (**pyrimidine**), d'un pentose (sucre à cinq atomes de carbone) et d'un groupement phosphate ($-PO_4$). ADN et ARN diffèrent, toutefois, sur un certain nombre de points. Les deux contiennent les bases puriques adénine et guanine et la cytosine comme base pyrimidique. La deuxième base pyrimidique de l'ADN est la thymine alors que, pour l'ARN, c'est l'uracile. La seconde différence concerne le sucre, désoxyribose dans l'ADN, ribose dans l'ARN. La troisième différence est structurale : la molécule d'ADN est à double brin alors que l'ARN est simple brin bien qu'elle puisse se replier et se spiraliser.

La clef de la compréhension de la fonction de l'ADN réside dans la façon dont les nucléotides se lient pour engendrer la structure tridimensionnelle. La molécule d'ADN adopte la forme d'une

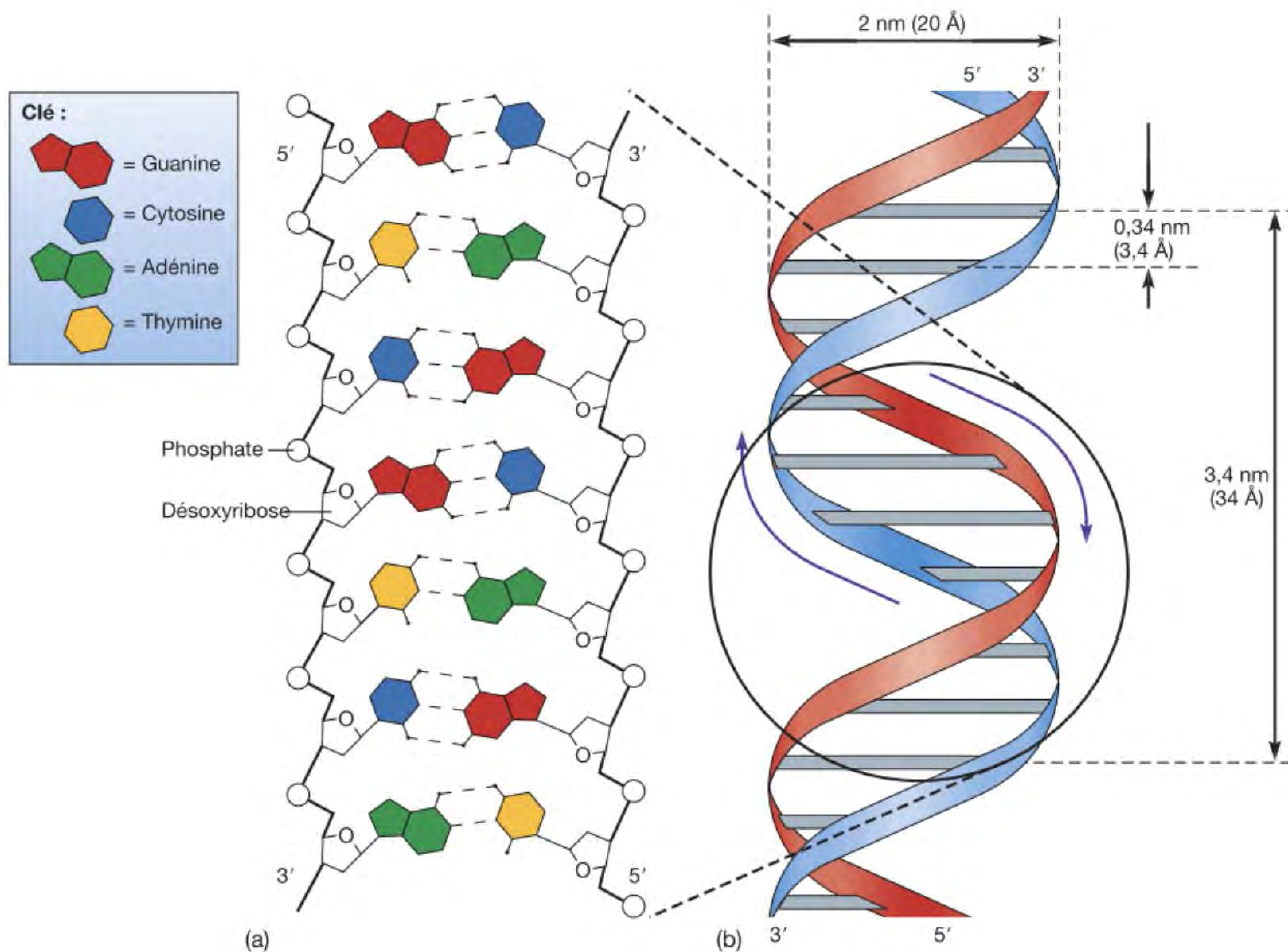



**FIGURE 3.9**

**Structure de l'ADN.** (*a*) Les nucléotides d'un brin d'acide nucléique sont liés entre eux par un pont établi entre le phosphate de l'un au carbone 3′ du nucléotide adjacent. Les lignes en pointillés entre les bases azotées représentent les liaisons hydrogène. Trois liaisons hydrogène sont établies entre la cytosine et la guanine et deux entre la thymine et l'adénine. L'orientation anti-parallèle des deux brins est indiquée en positionnant les extrémités 3′ et 5′ de chacune d'elles. (*b*) Représentation tridimensionnelle de l'ADN. La nature antiparallèle des brins est indiquée par les flèches incurvées.

échelle dont les montants consistent en une alternance de groupements sucre-phosphate (Figure 3.9*a*). Le phosphate d'un nucléotide est lié au cinquième atome de carbone du désoxyribose (position 5′). Les nucléotides adjacents sont liés par un pont covalent entre le phosphate de l'un et le groupement OH porté par le troisième carbone du sucre (position 3′). Les deux brins de la molécule sont maintenus par des liaisons établies entre les paires de bases azotées. L'adénine (une purine) est liée à la thymine (une pyrimidine), son complément ; la guanine (une purine) à la cytosine (pyrimidine) (Figure 3.9*a*). Chaque brin de la molécule d'ADN est orienté de telle sorte que les atomes de carbone 3′ de désoxyribose d'un brin sont disposés dans des directions opposées à celles des atomes correspondants de l'autre brin. En d'autres termes les deux brins d'une molécule ont une polarité inversée ; la molécule d'ADN est dite **anti-parallèle** (Gr. *anti*, contre + *para*, à côté de + *allelon*, d'une autre). La totalité de la molécule est enroulée en une hélice droite, avec un tour de spire toutes les 10 paires de bases (Figure 3.9*b*).

## La réplication de l'ADN chez les eucaryotes

Au cours de la réplication chaque brin sert de matrice pour la synthèse d'un nouveau brin. La complémentarité purine-pyrimidine dicte la position des nucléotides dans le nouveau brin (Figure 3.10). Ainsi chaque molécule d'ADN nouvelle comprend un brin de la molécule ancienne et un brin néosynthétisé. Parce que la moitié de la molécule parentale est conservée, la réplication de l'ADN est dite semi-conservative.

## Les gènes en action

Un gène peut être défini comme une séquence de bases (N. d. T, de nucléotides plus précisément) dans l'ADN qui code pour un polypeptide. Les gènes doivent transmettre leur information du noyau au cytoplasme où se déroule la synthèse protéique. La synthèse d'une molécule d'ARN à partir de l'ADN est la **transcription** (L. *trans*, à travers + *scriba*, écrire) ; celle d'une protéine à partir de l'ARN au niveau du ribosome, la **traduction** (L. *trans*, à travers + *latere*, rester caché).

### *Trois catégories principales d'ARN*

Chacune d'elles a un rôle spécifique dans la synthèse protéique et est produite dans le noyau à partir de l'ADN. **L'ARN messager (ARNm)** est une chaîne linéaire qui supporte un jeu d'instructions génétiques pour la synthèse de protéines dans le cytoplasme.

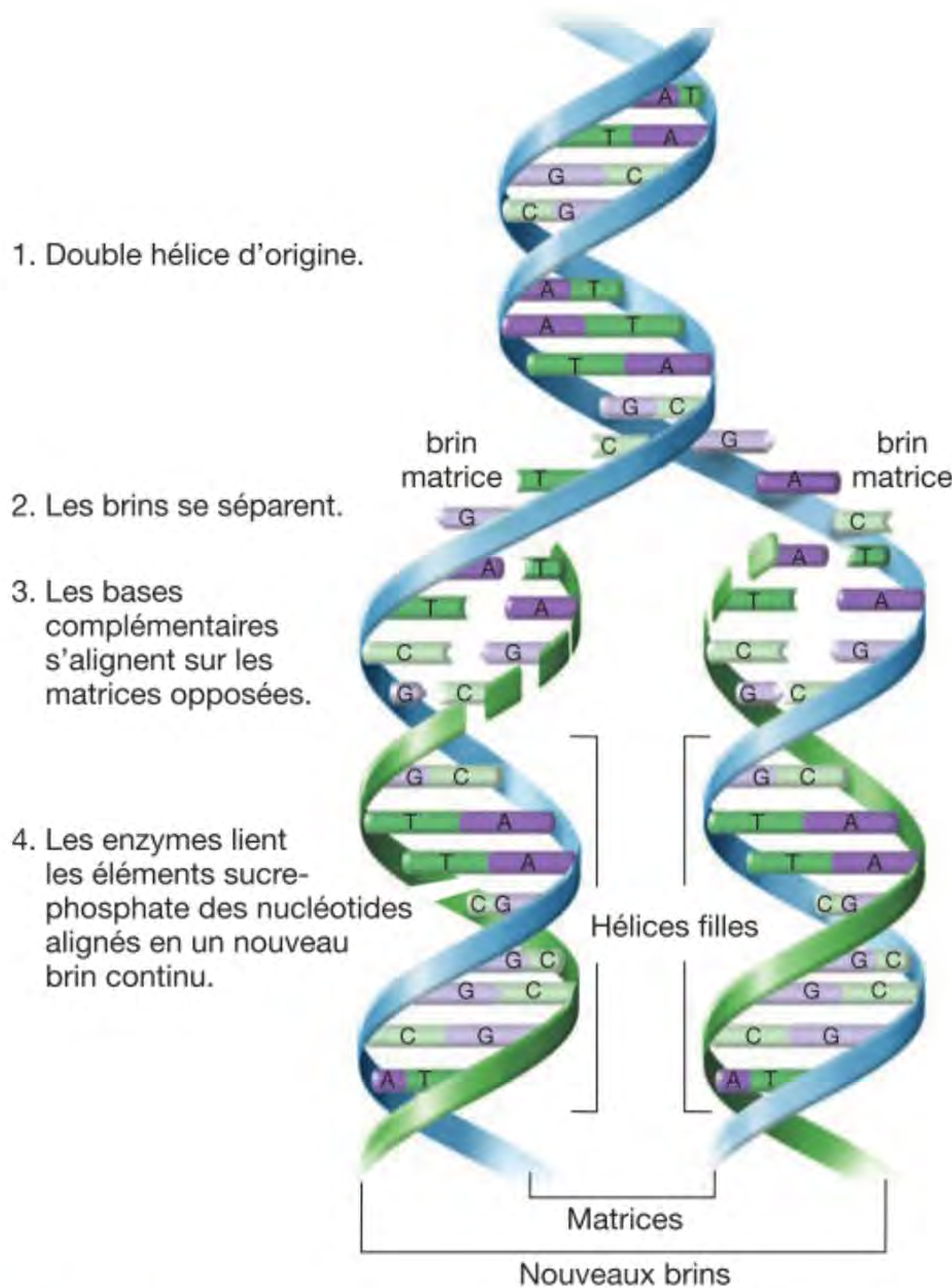



**FIGURE 3.10**

**La réplication de l'ADN.** (*1*) La réplication débute simultanément à de nombreux sites d'initiation répartis le long du chromosome et elle progresse bidirectionnellement à partir de chaque site. Une seule direction est montrée ici par souci de simplification. (*2*) Une enzyme provoque le désenroulement de la double hélice et la séparation des deux brins. Chaque brin de la molécule d'origine sert de matrice pour la synthèse d'un nouveau brin. (*3*) D'autres enzymes catalysent l'alignement des nucléotides avec les bases exposées, désappariées des portions désenroulées de l'ADN original et (*4*) Liaison des nucléotides en nouveaux brins continus.




Deuxième position

| Première position | U | C | A | G | Troisième position |
|---|---|---|---|---|---|
| U | UUU, UUC: Phe<br>UUA, UUG: Leu | UCU, UCC, UCA, UCG: Ser | UAU, UAC: Tyr<br>UAA, UAG: STOP | UGU, UGC: Cys<br>UGA: STOP<br>UGG: Trp | U C A G |
| C | CUU, CUC, CUA, CUG: Leu | CCU, CCC, CCA, CCG: Pro | CAU, CAC: His<br>CAA, CAG: Gin | CGU, CGC, CGA, CGG: Arg | U C A G |
| A | AUU, AUC, AUA: Ile<br>AUG: Met | ACU, ACC, ACA, ACG: Thr | AAU, AAC: Asn<br>AAA, AAG: Lys | AGU, AGC: Ser<br>AGA, AGG: Arg | U C A G |
| G | GUU, GUC, GUA, GUG: Val | GCU, GCC, GCA, GCG: Ala | GAU, GAC: Asp<br>GAA, GAG: Glu | GGU, GGC, GGA, GGG: Gly | U C A G |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Ala | = | Alanine | Leu | = | Leucine |
| Arg | = | Arginine | Lys | = | Lysine |
| Asn | = | Aparagine | Met | = | Méthionine |
| Asp | = | Acide Aspartique | Phe | = | Phenylalanine |
| Cys | = | Cystéine | Pro | = | Proline |
| Gin | = | Glutamine | Ser | = | Serine |
| Glu | = | Acide Glutamique | Thr | = | Threonine |
| Gly | = | Glycine | Trp | = | Tryptophan |
| His | = | Histidine | Tyr | = | Tyrosine |
| Ile | = | Isoleucine | Val | = | Valine |

**FIGURE 3.11**

**Code génétique.** Soixante quatre codons de l'ARNmessager sont montrés ici. La première base du triplet est sur le côté gauche de la figure, la seconde au-dessus et la troisième sur le côté droit. Les abréviations des acides aminés sont également indiquées. En plus de coder pour la méthionine, le codon AUG est le codon initiateur (de la traduction N. d. T.). Trois codons – UAA, UAG et UGA – ne codent pas pour un acide aminé mais interviennent comme signaux pour stopper la synthèse protéique.

**L'ARN de transfert (ARNt)** se charge des acides aminés dans le cytoplasme, les transporte aux ribosomes et aide à les positionner pour leur incorporation dans le polypeptide. **L'ARN ribosomal (ARNr)**, associé à des protéines, entre dans la constitution des ribosomes.

## *Le code génétique*

L'ADN doit coder pour les vingt acides aminés trouvés chez tous les organismes. La capacité de codage de l'ADN réside dans la séquence des bases azotées, plus précisément des nucléotides. Le code génétique est une séquence de trois bases, un triplet de bases (nucléotides). La Figure 3.11 le représente, les triplets sont ceux présents sur l'ARNm. Chaque combinaison de trois bases est un **codon**. Il y a 64 codons possibles mais seulement 20 acides aminés, plusieurs codons peuvent donc spécifier le même acide aminé. C'est ce que l'on appelle la **dégénérescence** du code. Tous les codons ne codent pas pour un acide aminé. Trois d'entre eux, UAA, UAG et UGA sont des signaux stop qui indiquent quand la synthèse du polypeptide doit s'arrêter. Le codon AUG code pour l'acide aminé méthionine, signal de départ de la synthèse.

## *Transcription*

L'information génétique de l'ADN n'est pas directement traduite en protéines mais est d'abord transcrite en ARN m. La transcription met en jeu de nombreuses enzymes qui entraînent le déroulement d'une région de la molécule d'ADN, initient et terminent la

synthèse de l'ARNm et le modifie, une fois la transcription achevée. Contrairement à la réplication, la transcription concerne un ou quelques gènes et seul un des deux brins est transcrit (Figure 3.12).

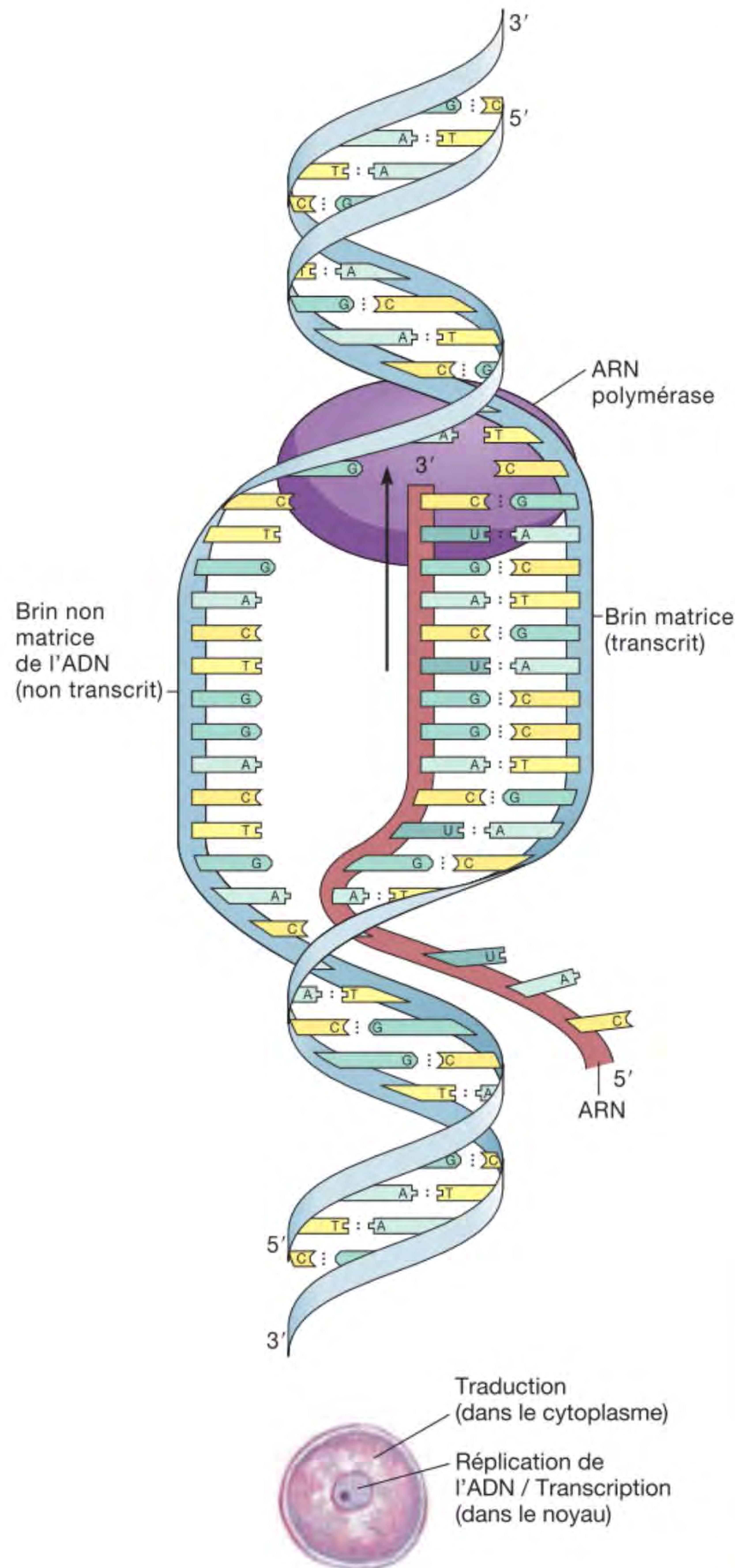



**FIGURE 3.12**

**Transcription.** La transcription est la synthèse d'un ARN messager à partir d'un segment d'ADN. Noter que la transcription est comparable à la réplication dans le sens où la molécule est synthétisée de son extrémité 5′ vers son extrémité 3′.

Une des enzymes importantes est l'ARN polymérase. Après déroulement d'une section de l'ADN, l'enzyme reconnaît une séquence spécifique. Elle s'y attache et commence à lier les ribonucléotides complémentaires de ceux de l'extrémité 3′ du brin d'ADN. La loi de complémentarité est respectée mais, dans l'ARN en cours de synthèse, l'uracile est la base complémentaire de l'adénine et remplace la thymine.

La molécule d'ARN nouvellement synthétisée, appelée transcript primaire, est modifiée avant de quitter le noyau. Certaines des séquences qu'il renferme ne codent pas pour les protéines. Elles sont éliminées au cours d'une phase de maturation du transcript primaire de telle sorte que la région de l'ARNm puisse être lue en continu au niveau du ribosome.

## *Traduction*

C'est la synthèse des protéines au niveau des ribosomes, dans le cytoplasme, à partir de l'information génétique de l'ARN messager. Un autre type d'ARN, l'ARN de transfert (ARNt), joue un rôle important dans le processus (Figure 3.13). Il prend en charge et

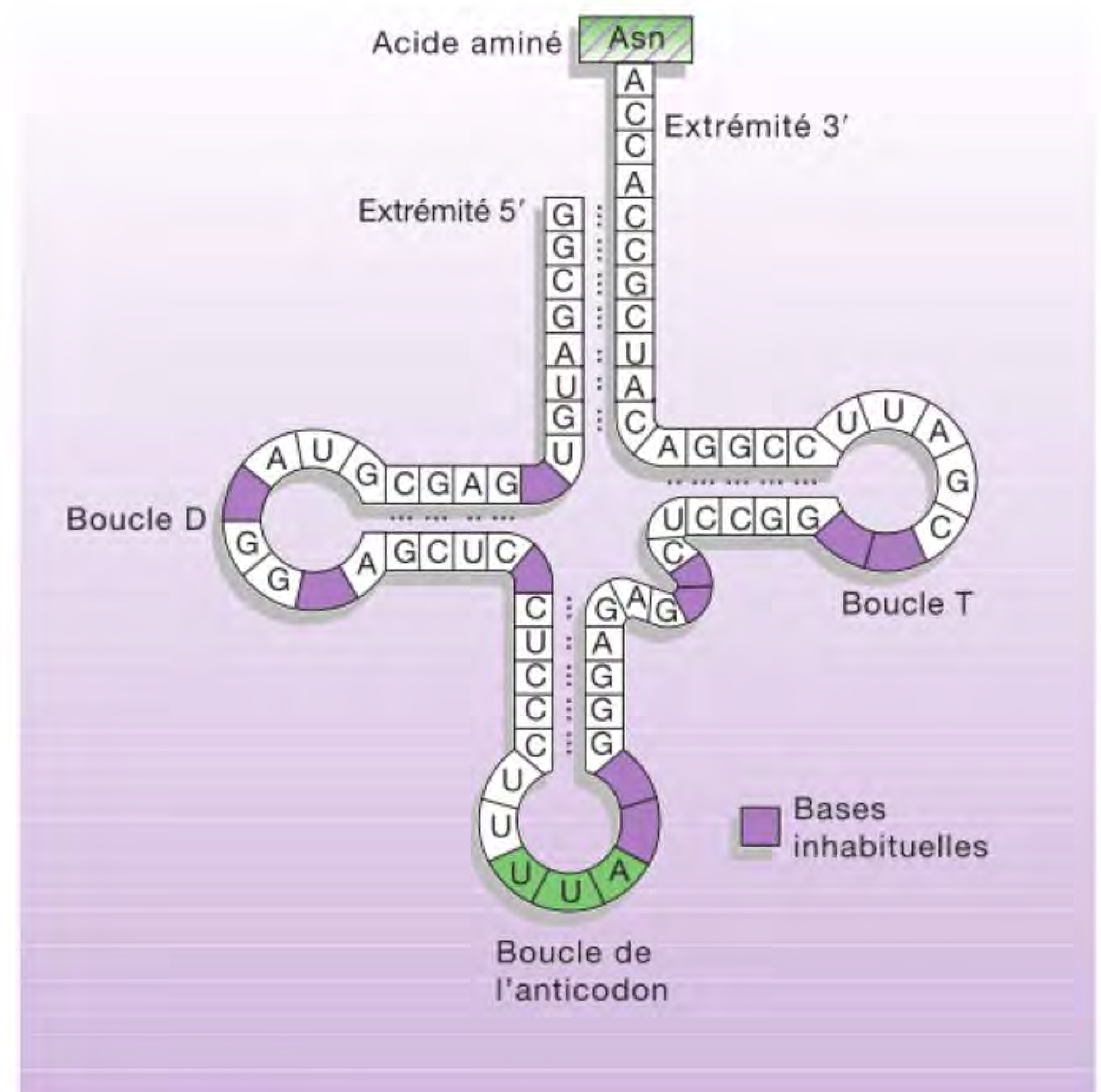



**FIGURE 3.13**

**Structure de l'ARN de transfert.** Représentation schématique de la structure secondaire de l'ARN de transfert (ARNt).Un acide aminé est attaché à l'extrémité 3′ de la molécule. L'anticodon est la séquence de trois bases qui s'apparie avec le codon de l'ARN m, positionnant ainsi l'acide aminé que l'ARNt porte. Les autres aspects de la structure de l'ARNt interviennent dans son positionnement sur le ribosome et dans le site de l'enzyme qui catalyse la fixation de l'acide aminé correct.

apporte les différents acides aminés codés par l'ARN messager de manière à les positionner, les aligner dans le polypeptide en formation. Des appariements par paires de bases, à l'intérieur de la molécule, maintiennent la configuration de l'ARNt. La présence de bases inhabituelles (c'est-à-dire autres que adénine, cytosine, guanine et uracile) les rompent localement et ménagent des boucles. La boucle centrale (boucle de l'anticodon) a une séquence de trois bases non appariées appelée **anti-codon**. Au cours de la traduction, l'appariement du codon de l'ARN messager avec l'anticodon complémentaire de l'ARNt positionne de façon appropriée l'acide aminé pris en charge.

Les ribosomes, sites de la protéosynthèse, sont formés de deux sous-unités, l'une grande, l'autre petite, qui organisent la mise en place des interactions codon-anticodon. Plusieurs sites du ribosome sont des sites de liaison de l'ARNm et de l'ARNt. Au cours de l'initiation de la traduction, l'ARNm se lie à la petite sous-unité ribosomale, séparée de la grande. Cela implique que le codon AUG d'initiation du messager soit aligné avec le site P (peptidyl) du ribosome. Un ARNt, à anticodon complémentaire et chargé spécifiquement de la méthionine, se lie au messager puis la grande sous-unité s'attache à la petite et un ribosome complet est constitué.

La synthèse du polypeptide peut alors se poursuivre. Un autre site, le site A (Aminoacyl), est localisé à côté du site P. Un ARNt, dont l'anticodon est complémentaire de celui exposé dans le site A, se positionne. Deux ARNt chargés sont alors côte à côte, l'un dans le site P, l'autre dans le site A (Figure 3.14). L'étape réclame énergie et activité enzymatique. L'énergie est fournie par du GTP (guanine triphosphate). Une enzyme, la peptidyltransférase, qui correspond à un site précis de la grande sous-unité ribosomale, rompt le pont entre la méthionine et son ARNt et catalyse l'établissement d'une liaison peptidique entre la méthionine et l'acide aminé voisin.

L'ARNm et le ribosome se déplacent l'un par rapport à l'autre sur une distance de un codon. L'ARNt chargé de deux acides aminés (N. d. T., d'un dipeptide) transloque dans le site P. Un troisième ARNt chargé peut alors entrer dans le site A. Le processus continue jusqu'à ce que la totalité de l'ARNm soit traduite et que la protéine soit synthétisée. Elle est ensuite transférée à l'appareil de Golgi pour être emballée dans des vésicules sécrétoires ou dans des lysosomes.




## Changements dans l'ADN et les chromosomes

Le matériel génétique d'une cellule peut changer. Ces changements sont sources de variabilité génétique et augmentent les chances de survie face aux modifications de l'environnement. Ces changements sont des altérations de la séquence de bases de l'ADN ou de la structure et du nombre de chromosomes.

### *Mutations ponctuelles*

**Les mutations ponctuelles** sont des changements dans les séquences nucléotidiques qui aboutissent à des remplacements (N. d. T., substitutions), des additions ou des délétions. Elles apparaissent spontanément comme les conséquences d'erreurs d'appariements au cours de la réplication. Certains facteurs de l'environnement (radiations électromagnétiques et beaucoup de mutagènes chimiques) peuvent modifier le taux des mutations mais prédire quels gènes sont susceptibles d'être affectés et la nature des changements induits est impossible.

Les Chapitres 4 et 5 décrivent les mutations comme le carburant de l'évolution des populations car ce sont les seules sources de nouvelles variations génétiques. Les mutations ponctuelles et le crossing-over sont les deux sources de variabilité génétique envisagées dans le chapitre présent. Les mutations toutefois sont la seule source de matériel génétique nouveau (N.d.T. source primaire de variabilité génétique, source des différences, le crossing-over brasse les différences). Pour les individus, elles peuvent être très dommageables car, en altérant la structure de protéines, produits de millions d'années d'évolution, elles ont généralement des effets négatifs et sont à l'origine de nombreux désordres ou maladies génétiques. La plupart des mutations apparaissent dans les cellules somatiques du corps. Souvent elles restent cachées (N.d.T., silencieuses) et ne posent aucun problème pour l'individu soit, parce qu'elles touchent des gènes qui ne s'expriment pas, soit parce qu'elles altèrent une région de l'ADN qui ne code pas pour des protéines. Nous hébergeons des centaines de millions de mutations somatiques. Les seules mutations qui affectent les futures générations sont celles qui touchent les cellules germinales des testicules et des ovaires.




### *Variation dans le nombre de chromosomes*

La variation peut concerner la totalité des jeux de chromosomes ; c'est la polyploïdie, discutée précédemment. **L'aneuploïdie** (Gr. *a*, sans) est la délétion ou l'addition d'un ou de plusieurs chromosomes mais n'implique pas les jeux entiers. L'addition d'un chromosome au nombre normal de 2N (2N + 1) est une trisomie (Gr. *tri*, trois + *some*, un groupe de) ; la délétion d'un chromosome (2N – 1) est une monosomie (Gr. *monos*, seul).

Des erreurs au cours de la méiose sont généralement à l'origine des cas d'aneuploïdie. **La non disjonction** est consécutive à l'absence de ségrégation des chromosomes homologues d'une paire pendant la première division ou au défaut de séparation des chromatides à la méiose II (Figure 3.15). Les gamètes produits ont un chromosome en moins ou un chromosome surnuméraire. L'implication de l'un d'eux dans un processus de fécondation avec un gamète normal entraîne une monosomie ou une trisomie. Les conséquences d'une aneuploïdie sont souvent sévères avec retard mental et stérilité.

### *Variation dans la structure du chromosome*

Certains changements sont des cassures dans les chromosomes. Des fragments de chromosomes peuvent être alors perdus ou alors ressoudés mais pas nécessairement dans leur position d'origine. Le résultat est un chromosome qui a une séquence différente de gènes ou plusieurs copies d'un gène ou qui a perdu des gènes. Tous ces changements peuvent être spontanés mais des agents variés de l'environnement peuvent également les induire. Les effets de tels changements sont variables, légers ou sévères, en fonction de la quantité de matériel génétique dupliqué ou perdu.

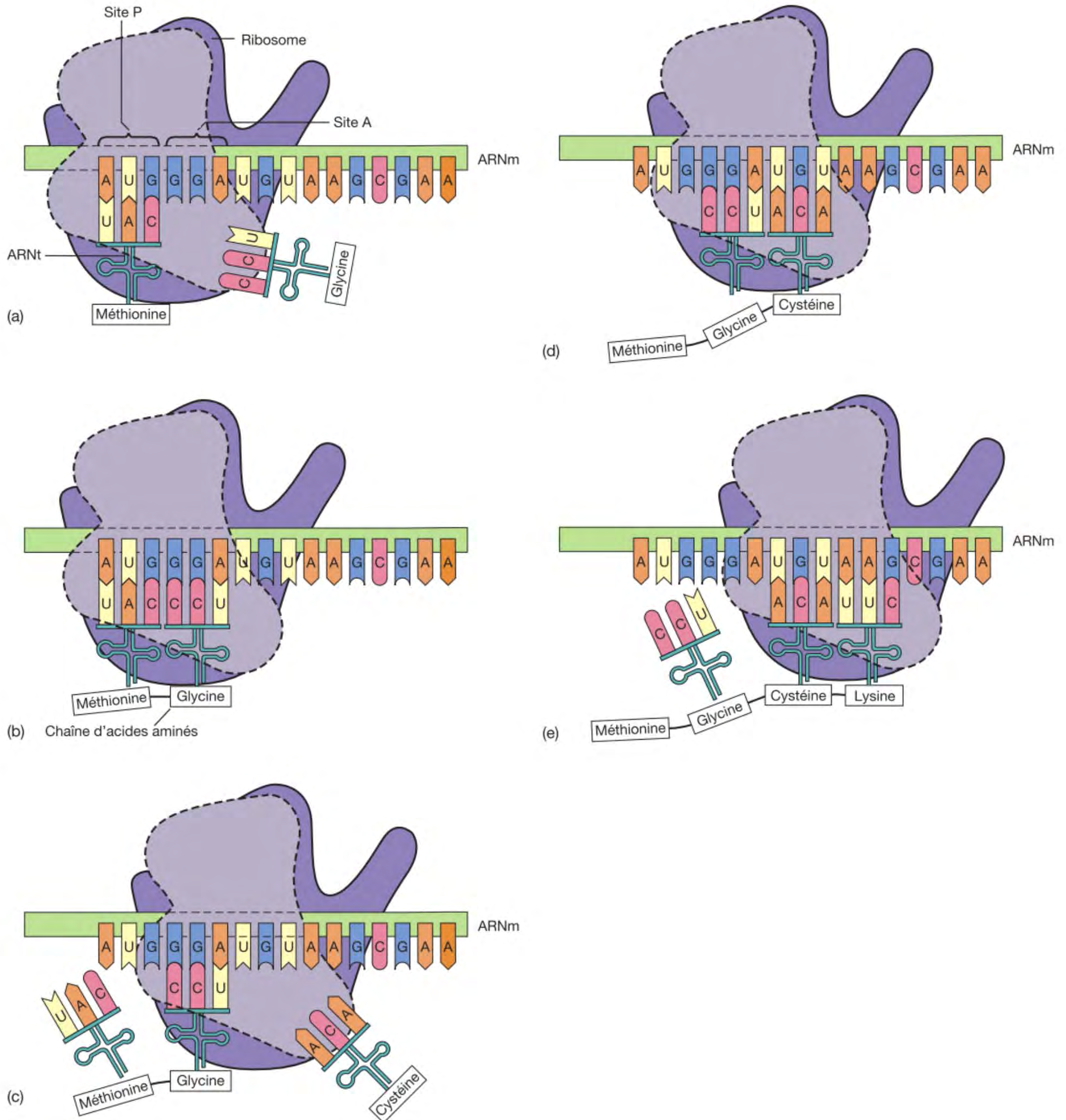



**FIGURE 3.14**

**Evènements de la traduction.** (*a*) La traduction commence quand un ARNt-méthionine s'associe au site P de la petite sous-unité ribosomale et se lie au codon d'initiation de l'ARNm présent à ce niveau. La grande sous-unité s'attache au complexe petite sous-unité/ARNt. (*b*) Un second ARNt auquel est lié l'acide aminé suivant entre dans le site A. Une liaison peptidique s'établit entre les deux acides et libère le premier ARNt du site P. (*c*) L'ARNm, auquel est lié le deuxième ARNt et le dipeptide attaché, se déplace sur une distance de un codon. Le premier ARNt, déchargé, quitte le ribosome. Le second ARNt occupe maintenant le site P et le site A est exposé, prêt à recevoir un autre ARNt-acide aminé. (*d*) Une seconde liaison peptidique est établie. (*e*) Le processus se poursuit jusqu'à la rencontre d'un codon stop.

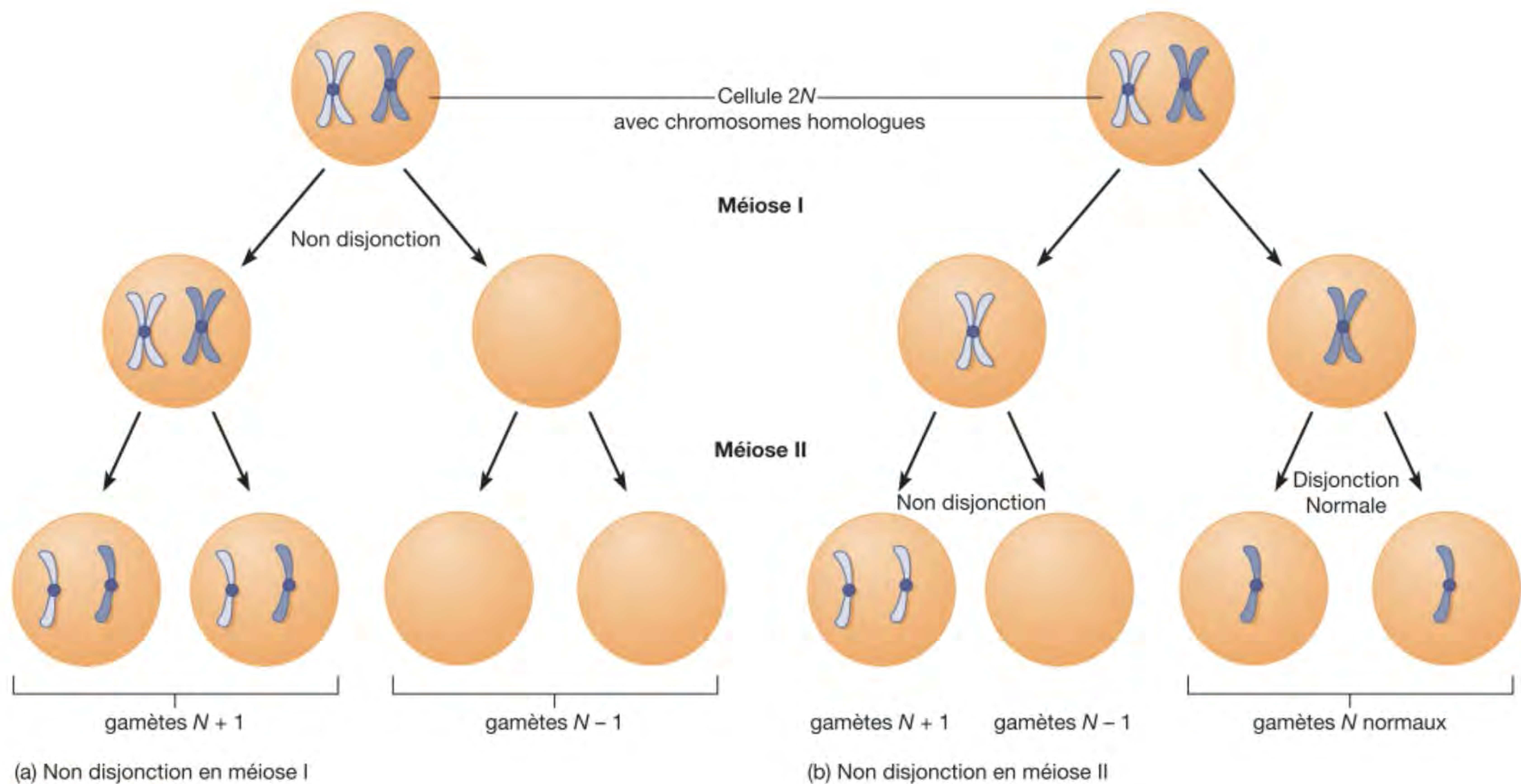



**FIGURE 3.15**

**Conséquences de la non disjonction primaire et secondaire sur la formation des gamètes.** (*a*) La non disjonction primaire intervient en méiose I et a pour origine l'absence de séparation des paires homologues. Les deux chromosomes homologues d'une paire se retrouvent dans une des deux cellules produites. A l'issue d'une seconde division méiotique normale, la moitié des gamètes ont les deux membres de la paire (N + 1), l'autre moitié en est dépourvue (N – 1). (*b*) La non disjonction secondaire intervient après une première division qui s'est déroulée normalement. Elle a pour origine l'absence de séparation des chromatides d'un chromosome et a pour conséquence la perte d'un des deux membres d'une paire d'homologues dans un quart des gamètes produits (N – 1) et la présence d'un membre supplémentaire de cette paire dans un autre quart de gamètes (N + 1). Dans le cas de cette illustration la seconde cellule issue de la méiose I subit une division méiotique II normale.

### Synthèse de la section 3.4

L'ADN est le matériel génétique. C'est une molécule à double brin dans laquelle chaque brin est un polymère de nucléotides et les brins sont maintenus par des liaisons établies entre bases azotées complémentaires. Dans le phénomène de réplication, chaque brin sert de matrice pour la synthèse d'un brin nouveau. L'ADN peut coder pour des protéines parce que un des deux brins porte la séquence de bases qui détermine la séquence des acides aminés. Des changements dans la séquence des bases, dans le nombre ou la structure des chromosomes créent de nouvelles variations qui alimentent le changement évolutif.

***Un brin d'une molécule d'ADN a la séquence suivante de bases 3′ AGTGCATTC 5′. Écrivez la séquence des bases de l'autre brin. En utilisant la séquence proposée comme matrice, précisez l'ARN messager produit par transcription et la séquence d'acides aminés issue de sa traduction.***

## 3.5 Modalités de l'hérédité chez les animaux

### Compétences à acquérir

1. Solutionner des problèmes de génétique en appliquant les principes de ségrégation et d'assortiment indépendant.
2. Prédire les résultats de croisements dans lesquels sont impliqués des allèles dominants et co-dominants.

La génétique classique a débuté avec les travaux de Gregor Mendel et demeure une base importante pour comprendre le transfert de gènes entre les générations d'animaux. La compréhension des principes de la génétique nous permet de prévoir comment les caractères seront exprimés dans la descendance avant que celle-ci ne soit produite, ce qui a eu de profondes implications dans l'agriculture et la médecine. Un des challenges de la génétique moderne est de comprendre les bases moléculaires de ces modalités d'hérédité.

La mouche du fruit, *Drosophila melanogaster*, est un outil classique pour l'étude de ces patterns d'hérédité. Son intérêt tient à la facilité avec laquelle on peut la manipuler, son cycle de vie court et des caractères facilement reconnaissables.

Les études de n'importe quel caractère doivent toujours être faites par comparaison avec une mouche de type sauvage. Si une mouche a une caractéristique similaire à celle trouvée chez les mouches sauvages, elle a donc l'expression de type sauvage de ce caractère. (Dans les exemples qui suivent, le type sauvage a, au repos, des ailes aplaties sur le dos qui s'étendent au-delà de la partie postérieure du corps et a des yeux rouges). De nombreuses mutations du type sauvage sont connues : ailes vestigiales (réduites, ratatinées) et yeux sepia (brun foncé), par exemple (Figure 3.16).

### Ségrégation

Lors de la gamétogenèse, les gènes de chaque parent sont incorporés dans des gamètes séparés. À l'anaphase I de méiose, les chromosomes homologues se déplacent vers les pôles opposés de la cellule

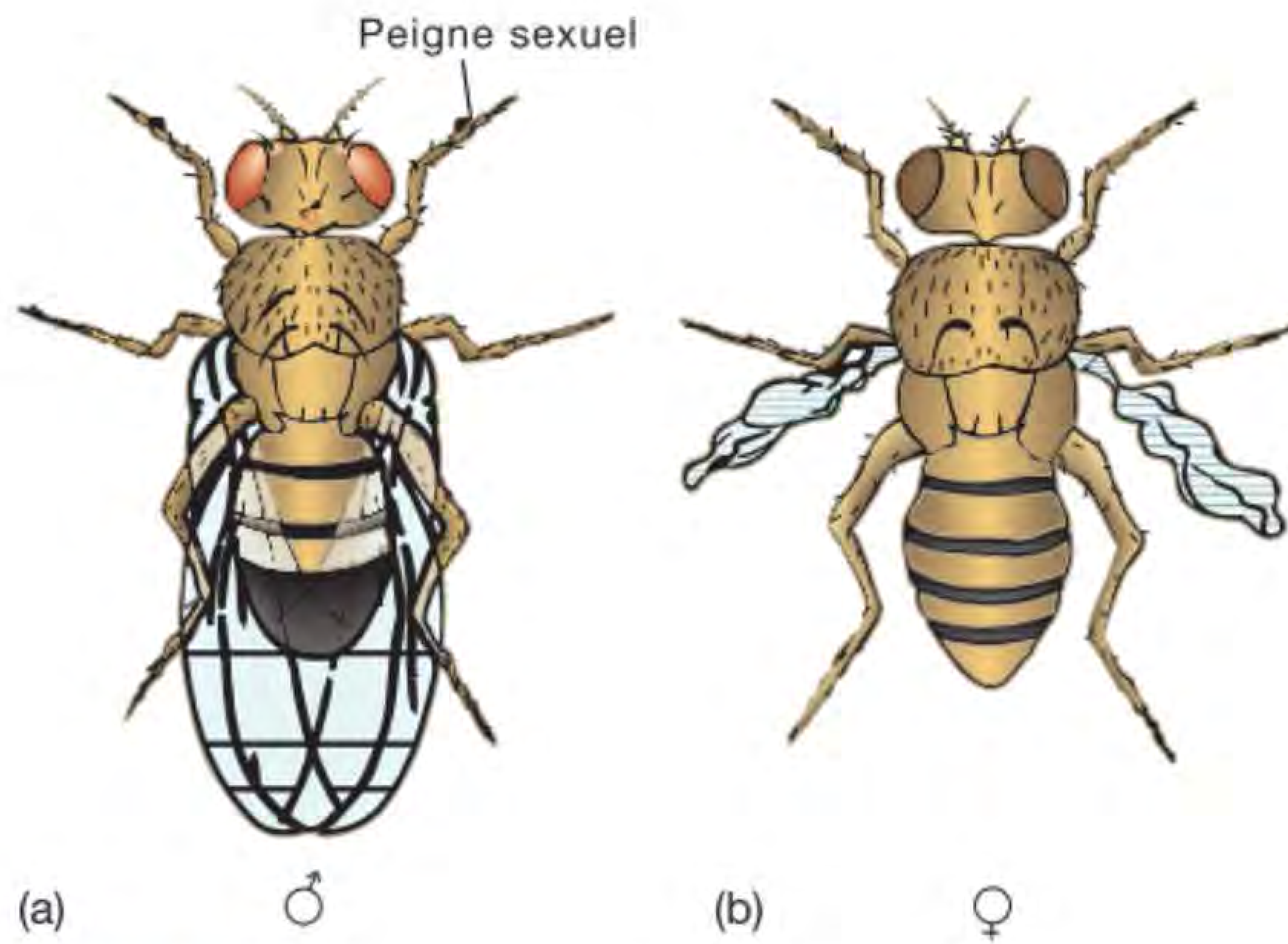



**FIGURE 3.16**

**Phénotypes sexuels et dimorphisme sexuel chez *Drosophila melanogaster*.** (*a*) Mâle avec ailes et yeux de type sauvage. (*b*) Femelle avec des ailes vestigiales et des yeux sepia. Le mâle se distingue de la femelle par la partie postérieure de son abdomen qui est arrondie et présente une bande sombre. (La présence d'un peigne sexuel, comme indiquée sur la figure a, est un autre caractère distinctif, N. d. T.).

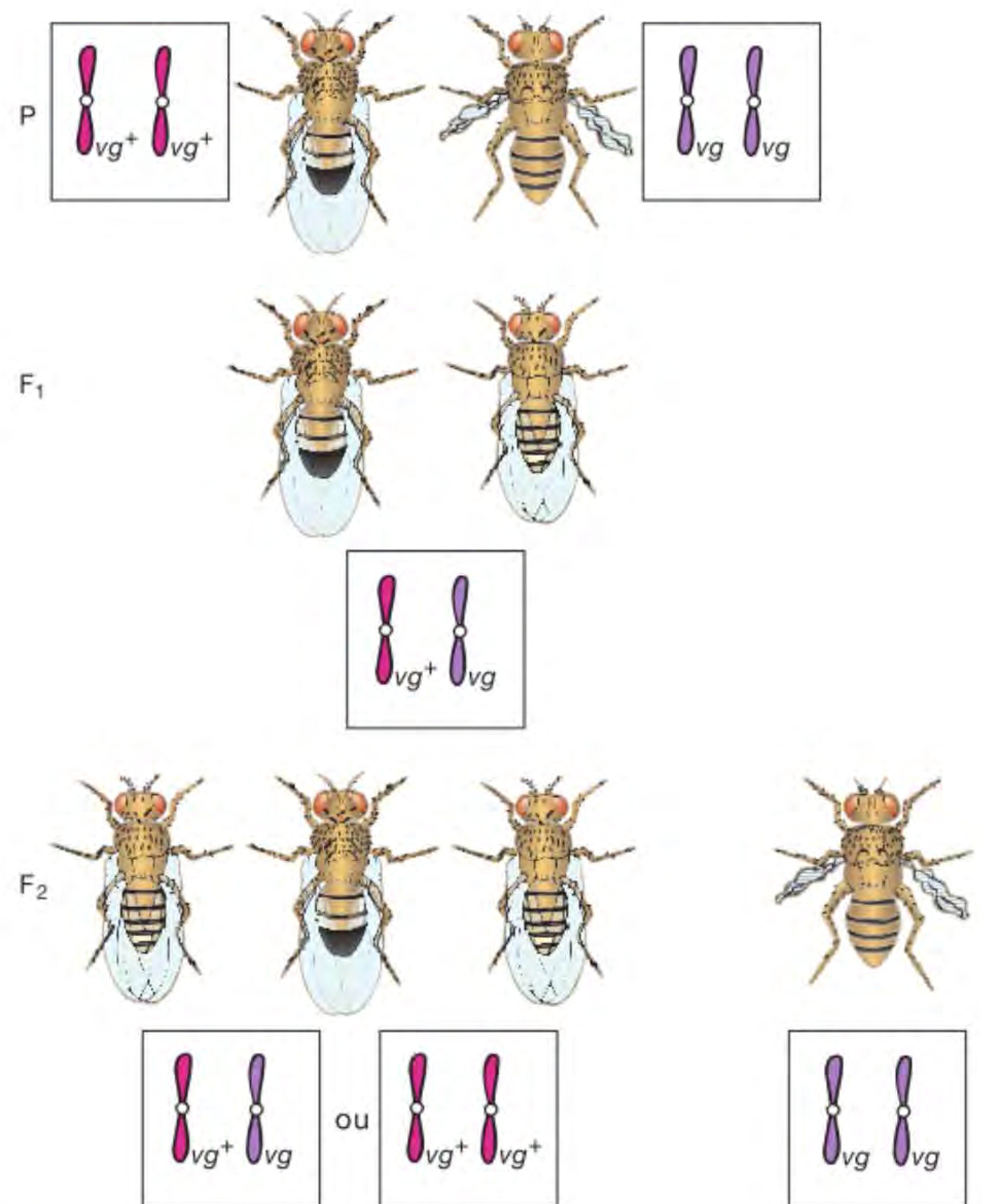



**FIGURE 3.17**

**Croisement concernant un seul caractère.** Croisement entre mouches parentales (P) à ailes sauvages ($vg^+$) et ailes vestigiales ($vg$), mené sur deux générations ($F_1$ et $F_2$).

et les gamètes formés ont un seul membre de chaque paire de chromosomes. Les gènes portés par chacun des membres d'une paire de chromosomes homologues sont donc ségrégés dans deux gamètes différents. Le **principe de ségrégation** stipule donc que les paires de gènes sont réparties entre les gamètes. La fécondation résulte de la rencontre aléatoire des gamètes et reconstitue les paires de chromosomes homologues.

Le croisement de drosophiles (mouches du fruit) de type sauvage avec des mouches à ailes vestigiales illustre le principe de ségrégation. (Les mouches proviennent de souches de race pure qui, croisées entre elles pendant de nombreuses générations, développent des ailes normales de type sauvage ou des ailes vestigiales). Les mouches issues de ce croisement ou mouches de génération $F_1$ ont des ailes de type sauvage (Figure 3.17). Croisées entre elles, elles engendrent des individus de génération $F_2$. Approximativement un quart d'entre eux ont des ailes vestigiales et trois quarts d'entre eux des ailes de type sauvage (Figure 3.17). Il faut noter que le caractère vestigial, exprimé par les parents, disparaît chez les individus de la génération $F_1$ et réapparaît dans ceux de la génération suivante. Le rapport des nombres de mouches à ailes sauvages et de mouches à ailes vestigiales est approximativement de 3/1. Des croisements réciproques de mouches présentant les mêmes caractéristiques, mais dans lesquels les sexes sont inversés, donnent les mêmes résultats.

Les gènes qui déterminent l'expression d'un trait de caractère particulier peuvent exister sous des formes différentes et alternatives appelées **allèles** (Gr. *allelos*, l'un l'autre). Dans les croisements, l'allèle qui détermine le caractère vestigial est présent dans la génération $F_1$ mais masqué par celui qui détermine le caractère sauvage. Il est intact puisqu'il s'exprime à nouveau chez quelques individus de la génération $F_2$. L'allèle qui masque l'autre est dit **dominant**, l'allèle masqué est dit récessif.

L'expression visuelle des allèles ne reflète pas toujours la composition génétique de l'organisme. L'expression visuelle ou la manifestation visible est le **phénotype**, la composition génétique est le **génotype**. Dans l'exemple précédent, les mouches $F_1$ ont le même phénotype qu'un des deux parents mais elles en diffèrent génotypiquement car elles renferment les deux allèles, dominant et récessif. Ce sont des hybrides et parce que sont concernés une paire de gènes et un seul trait de caractère, le croisement est un **monohybridisme** (Gr. *monos*, un + L. *hybrida*, descendance de deux sortes de parents).

Un organisme est dit **homozygote** (L. *homo*, même + Gr. *Zygon*, apparié) s'il porte deux allèles identiques d'un gène pour un trait de caractère et **hétérozygote** (Gr. *Heteros*, autre) si les allèles sont différents. Dans l'exemple précédent les mouches parentales sont homozygotes, celles de la génération $F_1$ sont hétérozygotes.

Les croisements sont souvent représentés par des diagrammes dans lesquels une ou des lettres sont utilisées pour désigner le trait de caractère dont il est question. La première lettre de l'allèle dominant est communément utilisée. Chez la drosophile et chez d'autres organismes, où les mutants sont comparés au type sauvage, le symbole choisi fait référence à l'allèle qui dérive, par mutation, de la condition sauvage. Un + après le symbole représente l'allèle sauvage. Une lettre majuscule signifie que l'allèle muté est dominant, une lettre minuscule qu'il est récessif.

Les généticiens utilisent le carré de Punnett pour prédire le résultat des croisements. La Figure 3.18 le démontre dans le cas

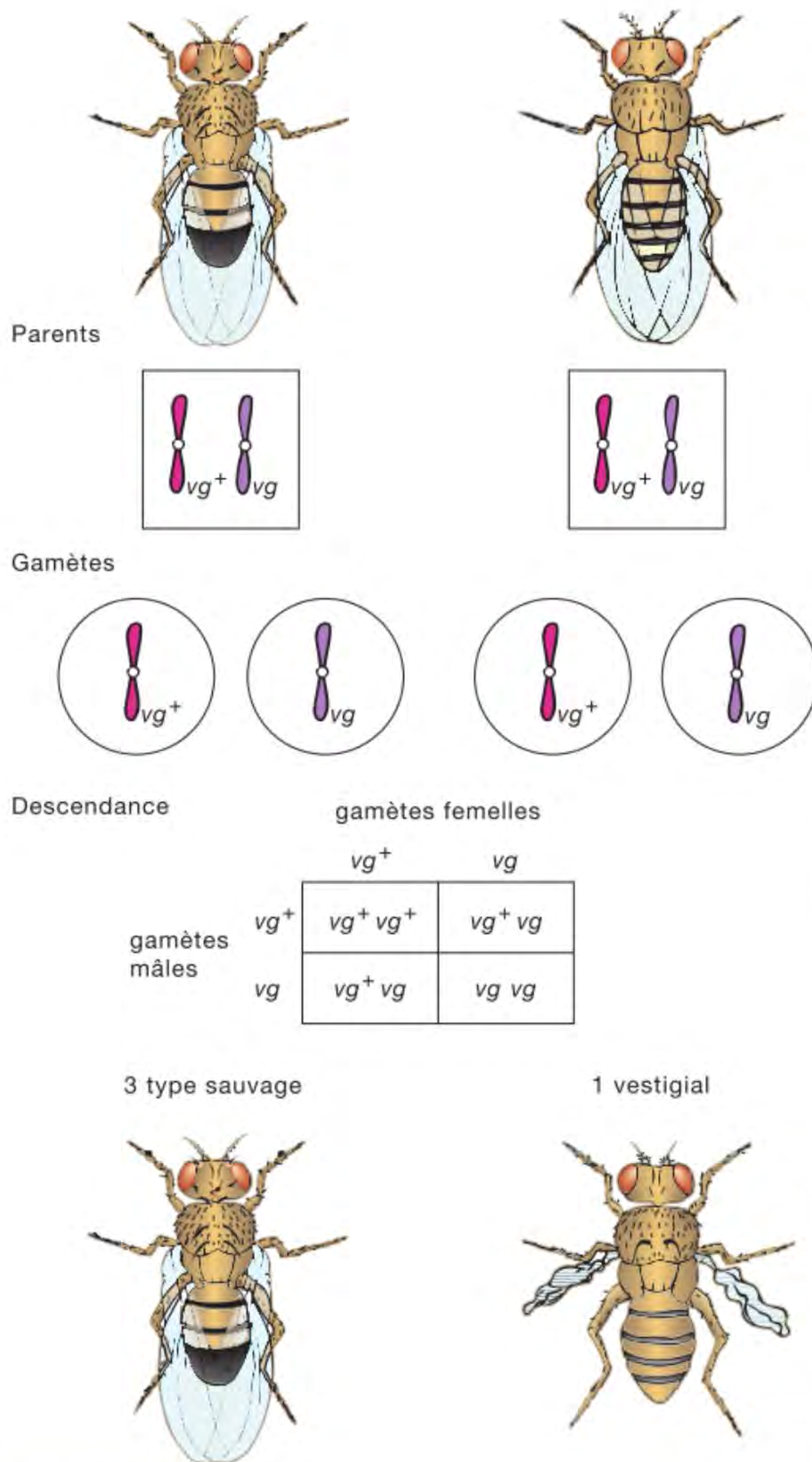



**FIGURE 3.18**

**Utilisation d'un carré de Punnett.** Le carré de Punnett permet de prédire les résultats d'un croisement. Les types de gamètes que chaque membre du croisement produit sont déterminés et placés le long des axes du carré. Les combinaisons gamétiques à l'intérieur du carré donnent les résultats des accouplements : un rapport phénotypique de trois mouches à ailes sauvages et une à ailes vestigiales.

d'un croisement entre deux mouches de génération $F_1$. Les gamètes formés par chacun des parents sont positionnés. Les génotypes produits par la rencontre aléatoire des gamètes au cours des fécondations sont inscrits dans les cases du carré. Les deux phénotypes de la génération $F_2$, et leur distribution dans les proportions 3/1 en sont déduits.

Le **ratio phénotypique** est défini d'après le nombre d'individus exprimant chacun des traits de caractère visibles alors que le **ratio génotypique** fait appel au nombre d'individus représentatifs de chacun des génotypes (ici 1 $vg^+vg^+$, 2 $vg^+vg$, 1 *vgvg*).

## Assortiment indépendant

Il est mis en évidence dans le cas où les mouches qui sont croisées diffèrent par deux paires de caractères : mouches à ailes vestigiales et yeux sepia et mouches présentant, pour ces deux caractères, le phénotype sauvage. Les yeux sepia sont marron foncé alors que les yeux de type sauvage sont rouges. La Figure 3.19 donne les résultats sur deux générations.

Il faut noter que les parents sont homozygotes pour les deux caractères et chacun d'eux ne produit qu'un seul type de gamète. Les gamètes renferment un allèle de chaque caractère. À l'issue de la fécondation les individus produits sont hétérozygotes pour les deux caractères. Ils expriment le phénotype sauvage ; le caractère œil sauvage rouge est donc dominant. Le croisement qui implique deux paires d'allèles (ou deux gènes) et deux traits de caractères est un **dihybridisme** (Gr. *Di*, deux + L. *hybrida*, descendants de deux sortes de parents).

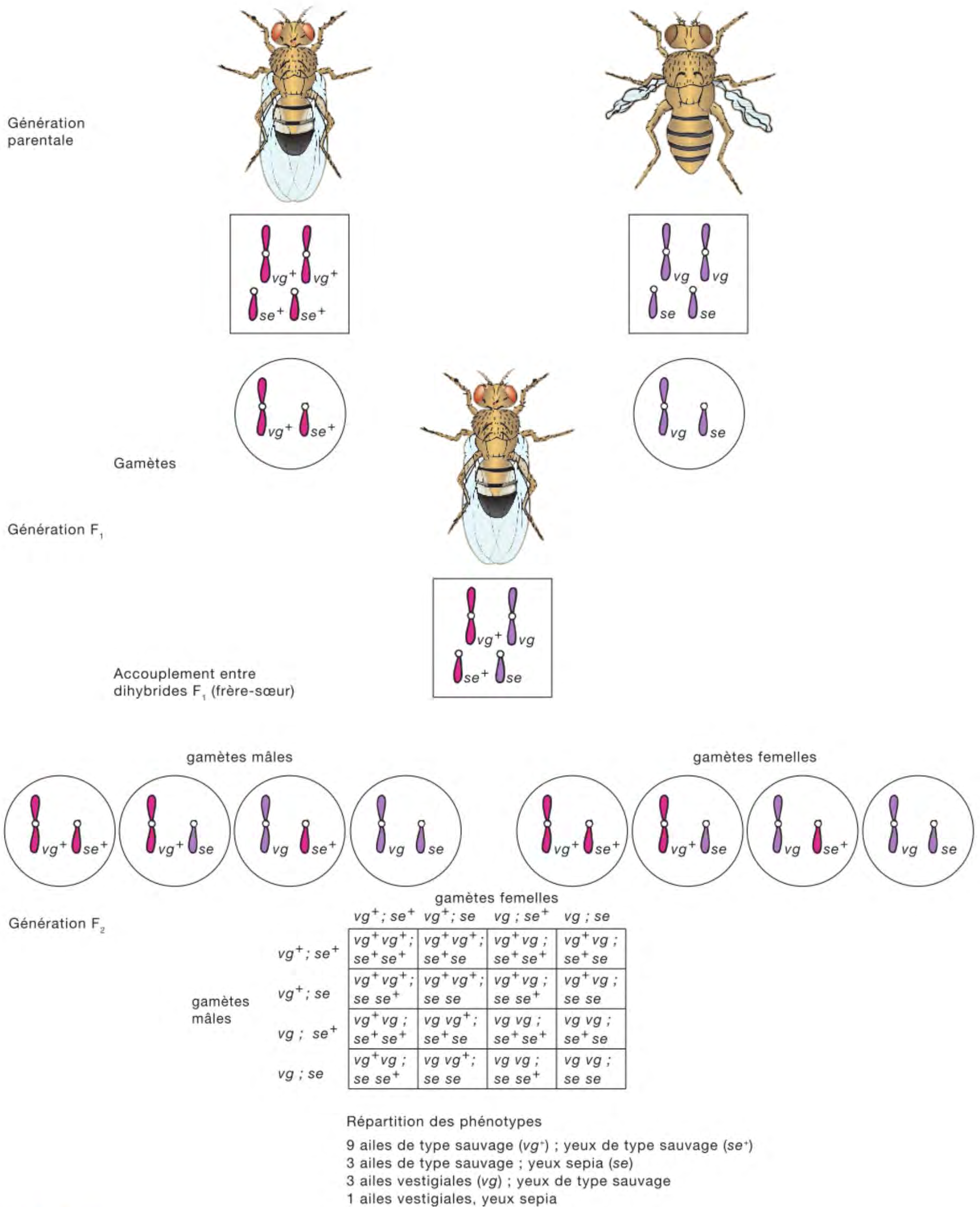
Les proportions 9:3:3:1 sont typiques d'un dihybridisme. Durant la formation des gamètes, la distribution des gènes qui déterminent un caractère ne doit pas influencer la répartition des gènes qui déterminent l'autre caractère. Ainsi, dans l'exemple proposé, un gamète porteur de l'allèle $vg^+$ peut avoir l'allèle se ou l'allèle $se^+$ du caractère couleur des yeux. Il faut noter que toutes les combinaisons possibles des allèles déterminant les deux caractères sont présentes et, ce, dans des proportions équivalentes. Cela illustre le **principe de l'assortiment indépendant** qui statue que, au cours de la gamétogenèse, les paires de facteurs ségrégent indépendamment les unes des autres.

Les évènements de la méiose permettent de comprendre ce principe (*voir Figure 3.6*). Les cellules produites n'ont qu'un exemplaire de chaque paire de chromosomes homologues. L'assortiment indépendant signifie que, une fois les paires de chromosomes alignées en métaphase I, le comportement de chacune d'elles en cours de ségrégation n'a aucune influence sur les autres (Figure 3.20). À l'issue de la méiose, les chromosomes d'origine maternelle et paternelle sont distribués aléatoirement dans les cellules.

L'assortiment indépendant des chromosomes maternels et paternels est la troisième source de variation génétique étudiée dans ce chapitre. Assortiment indépendant, crossing-over et mutations ponctuelles sont à l'origine de la variation génétique sur laquelle agissent les processus évolutifs (Chapitres 4 et 5).

## Autres modalités de l'hérédité

Dans une population les gènes peuvent se présenter sous plus de deux formes alléliques comme dans les exemples envisagés précédemment. Tous les traits de caractères ne sont pas uniquement déterminés par une interaction entre allèles dominants et allèles récessifs.




| | $vg^+$ ; $se^+$ | $vg^+$ ; $se$ | $vg$ ; $se^+$ | $vg$ ; $se$ |
|---|---|---|---|---|
| $vg^+$ ; $se^+$ | $vg^+ vg^+$ ; $se^+ se^+$ | $vg^+ vg^+$ ; $se^+ se$ | $vg^+ vg$ ; $se^+ se^+$ | $vg^+ vg$ ; $se^+ se$ |
| $vg^+$ ; $se$ | $vg^+ vg^+$ ; $se\ se^+$ | $vg^+ vg^+$ ; $se\ se$ | $vg^+ vg$ ; $se\ se^+$ | $vg^+ vg$ ; $se\ se$ |
| $vg$ ; $se^+$ | $vg^+ vg$ ; $se^+ se^+$ | $vg\ vg^+$ ; $se^+ se$ | $vg\ vg$ ; $se^+ se^+$ | $vg\ vg$ ; $se^+ se$ |
| $vg$ ; $se$ | $vg^+ vg$ ; $se\ se^+$ | $vg\ vg^+$ ; $se\ se$ | $vg\ vg$ ; $se\ se^+$ | $vg\ vg$ ; $se\ se$ |

Répartition des phénotypes

9 ailes de type sauvage ($vg^+$) ; yeux de type sauvage ($se^+$)
3 ailes de type sauvage ; yeux sepia ($se$)
3 ailes vestigiales ($vg$) ; yeux de type sauvage
1 ailes vestigiales, yeux sepia

**FIGURE 3.19**

**Construire un carré de Punnett dans le cas d'un croisement impliquant deux caractères.** Bien noter que chaque gamète n'a qu'un allèle de chaque trait de caractère et que toutes les combinaisons d'allèles pour un trait sont représentées.

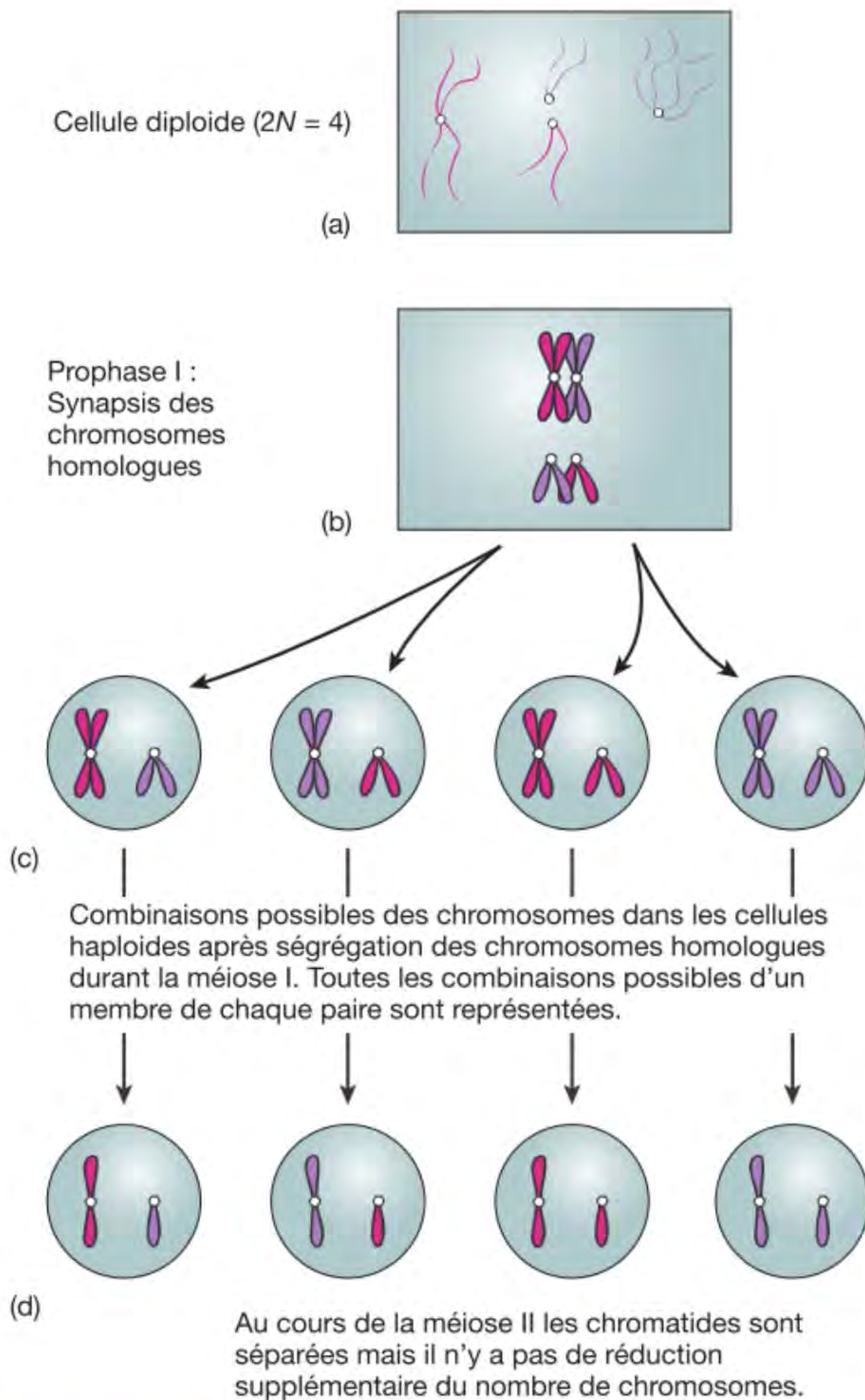



**FIGURE 3.20**

**Réassortiment indépendant des chromosomes au cours de la méiose.** Les couleurs permettent de faire la distinction entre les chromosomes maternels et les chromosomes paternels. Les chromosomes homologues ont la même taille et la même forme. (*a*) Cette cellule a une garniture diploïde (2N) de quatre chromosomes. (*b*) Durant la première division méiotique, une paire de chromosomes homologues (et, en conséquence, les gènes qu'elle porte) est ségrégée sans tenir compte des mouvements de n'importe quelle autre paire. (*c*) Ainsi, toutes les combinaisons des chromosomes de grande et de petite taille sont possibles. (*d*) Au cours de la méiose II il y a simplement séparation des chromatides sans réduction supplémentaire du nombre de chromosomes. La plupart des organismes ont plus de deux paires de chromosomes homologues dans chacune de leurs cellules. Le nombre de types différents de gamètes produits augmente en même temps que le nombre de paires de chromosomes homologues.

## *Allèles multiples*

Les deux allèles d'un gène portés par une paire de chromosomes homologues déterminent les traits d'un individu. Dans une population, par contre, plus de deux allèles d'un gène peuvent contribuer à la réalisation du phénotype de chacun de ses membres. Ce sont des **allèles multiples**.

Les gènes qui déterminent un trait de caractère sont à la même position sur les chromosomes. Cette position est leur **locus** (L. *loca*, place). De nombreux loci humains ont de multiples allèles. Trois allèles, symbolisés par $I^A$, $I^B$ et i déterminent les groupes sanguins ABO. Le Tableau 3.1 montre les combinaisons d'allèles qui déterminent le phénotype d'une personne. À noter que *i* est récessif par rapport à $I^A$ et $I^B$. $I^A$ et $I^B$, par contre ne sont ni dominants ni récessifs l'un par rapport à l'autre. Les deux s'expriment quand ils sont simultanément présents.

**TABLEAU 3.1**
**GÉNOTYPES ET PHÉNOTYPES DANS LE SYSTÈME ABO DES GROUPES SANGUINS**

| GÉNOTYPE (S) | PHÉNOTYPE |
|---|---|
| $I^AI^A$, $I^Ai$ | A |
| $I^BI^B$, $I^Bi$ | B |
| $I^AI^B$ | A et B |
| $ii$ | O |

## *Dominance incomplète et codominance*

La **dominance incomplète** est une interaction entre deux allèles qui s'expriment de façon plus moins équivalente. Le phénotype de l'hétérozygote est différent de celui de chacun des deux parents. Par exemple, les allèles qui déterminent la couleur rouge ou la couleur blanche de la robe des chevaux ou des vaches interagissent pour produire une couleur intermédiaire dite rouan. Les symboles utilisés pour désigner les allèles et les génotypes sont différents. Le bétail à robe rouge est *RR*, à robe blanche *R′R′*, à robe rouan *RR′*.

La **codominance** intervient lorsque l'hétérozygote exprime les phénotypes des deux parents. Ainsi en est-il des allèles $I^A$ et $I^B$ et des individus de groupe AB.

## Les bases moléculaires des modalités de l'hérédité

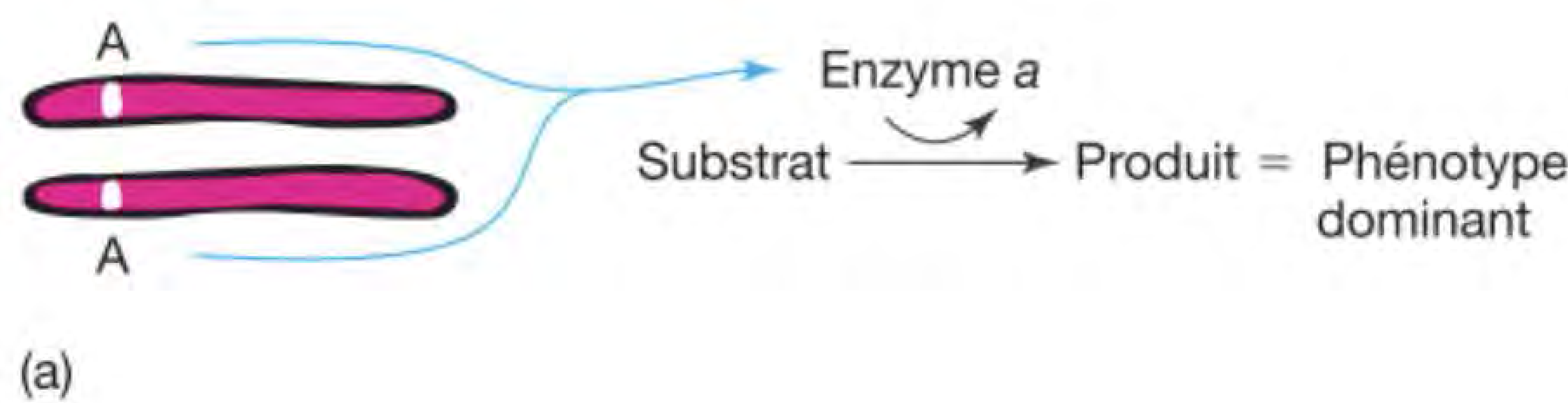
Alors que les principes de ségrégation et d'assortiment indépendant trouvent leur explication dans les évènements de la méiose, les concepts relatifs à la dominance et aux interactions entre gènes s'interprètent à l'échelle moléculaire. Quand on dit qu'un allèle est dominant sur un autre cela ne signifie pas qu'il est présent et que l'autre ne l'est pas ou ne s'exprime pas. Le produit qui résulte de la fonction d'un gène et qui détermine le trait de caractère est synthétisé à l'issue d'une séquence d'étapes métaboliques catalysées



## Comment connaissons-nous la fonction des gènes ? – Le criblage des mutations

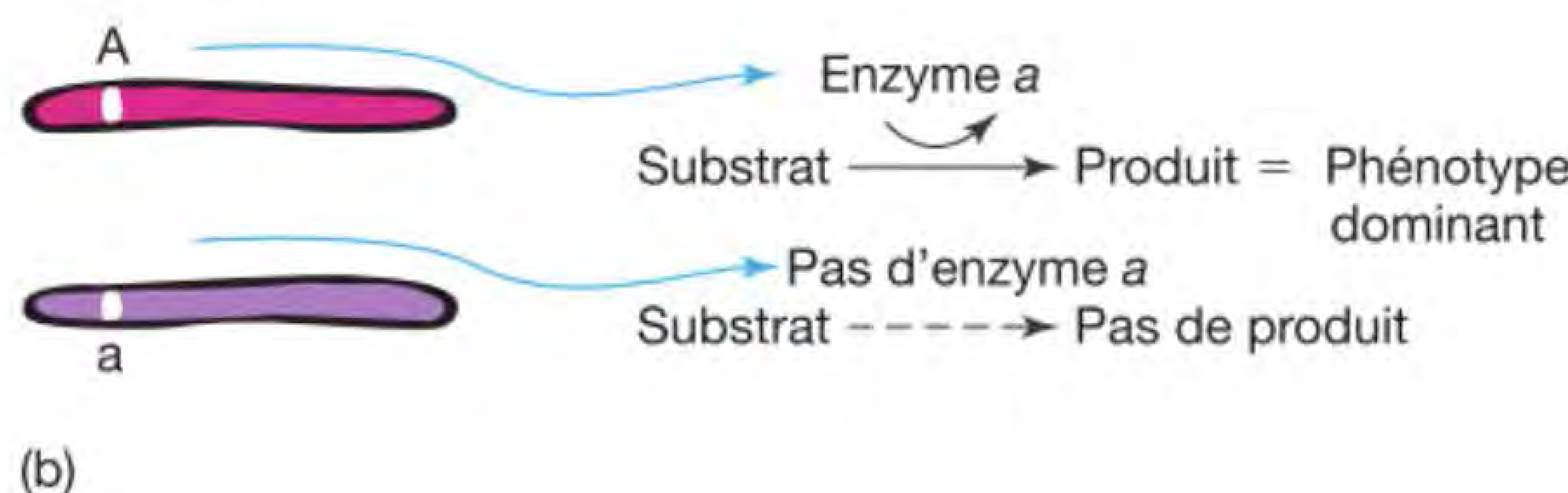
Les mutations sont les outils dont disposent les biologistes pour analyser les fonctions des gènes. Le criblage des mutations commence par l'exposition d'un groupe d'animaux d'expérience, comme les souris, à un agent mutagène (radiation ou un mutagène chimique). Une souris traitée est ensuite accouplée à une souris non traitée. Les mutations qui se révèlent dans la génération $F_1$ sont dominantes, celles qui s'expriment dans la génération $F_2$ sont récessives. Une variété de techniques de cartographie génétique peut être utilisée pour localiser la mutation sur un chromosome particulier et dans une région spécifique de ce dernier. D'autres analyses déterminent la séquence de bases des gènes candidats de cette région, évaluent leurs produits protéiques d'expression et les comparent à des gènes similaires d'autres organismes. La preuve finale de l'implication d'un gène dans l'expression d'un phénotype est obtenue en mutant le gène en question et en détectant le phénotype altéré dans la descendance.

Homozygote dominant



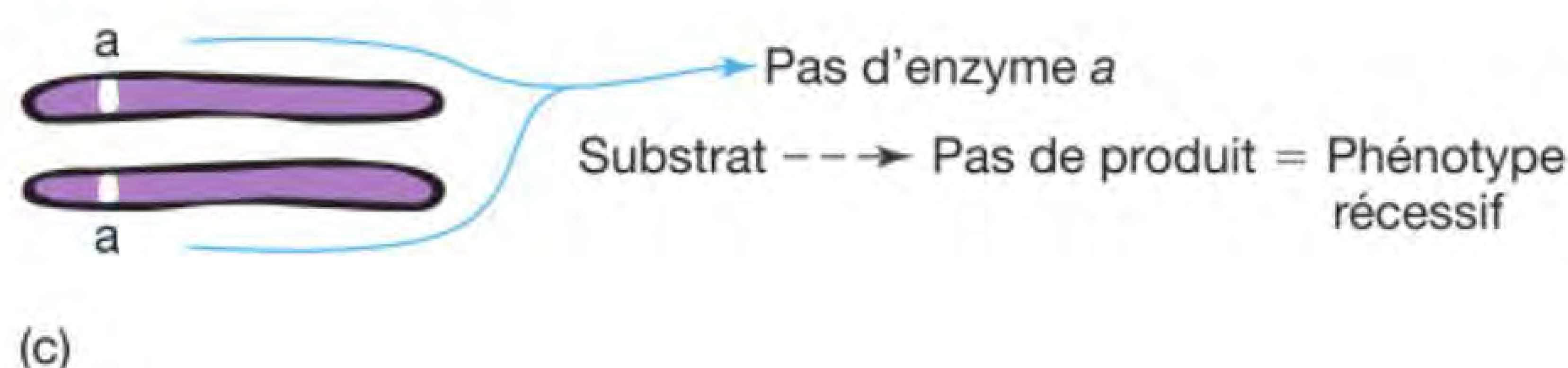

(a)

Hétérozygote




(b)

Homozygote récessif




(c)

**FIGURE 3.21**

**Les bases moléculaires de la dominance.** (*a*) Chez un individu homozygote dominant, les deux gènes (allèles N.d.T.) dominants codent pour les enzymes qui assurent la synthèse du produit et du phénotype dominant. (*b*) Chez l'hétérozygote, le seul allèle dominant est suffisant pour assurer la synthèse de la quantité nécessaire de produit et le phénotype dominant. (*c*) Chez l'homozygote récessif le produit ne peut être synthétisé et le phénotype récessif en résulte.

par des enzymes encodées par le gène en question. Une enzyme fonctionnelle est codée par un allèle dominant. L'allèle récessif, généralement, est une forme mutée de l'allèle dominant. L'enzyme produite est altérée et non fonctionnelle. Chez l'homozygote dominant, les deux allèles dominants codent pour l'enzyme qui catalyse la synthèse du produit (Figure 3.21*a*). Chez l'hétérozygote, l'activité de l'allèle dominant est suffisante pour produire la quantité d'enzymes nécessaire à la synthèse finale et l'expression du phénotype (Figure 3.21*b*). Chez l'homozygote récessif le produit final n'est pas synthétisé (Figure 3.21*c*).

On peut, de la même façon, expliquer les cas de dominance incomplète et de codominance. Les deux allèles de l'hétérozygote produisent approximativement des quantités égales des deux enzymes et des deux produits. Le phénotype qui en résulte est soit intermédiaire soit correspond aux deux allèles exprimés.

### Synthèse de la section 3.5

La génétique classique étudie le transfert des gènes à travers les générations chez les animaux. Le principe de ségrégation décrit la séparation de deux gènes codant pour le même trait de caractère et leur répartition dans des gamètes différents. Le principe d'assortiment indépendant stipule que la répartition des gènes qui déterminent un caractère n'influence pas celle des gènes qui déterminent d'autres caractères. Ces principes permettent de prédire les résultats des croisements. La présence d'allèles multiples et les interactions entre allèles de type dominance incomplète ou codominance permettent de les interpréter. Ce sont toutefois les évènements cellulaires de la méiose impliqués dans la ségrégation et l'assortiment indépendant qui gouvernent la façon dont les traits de caractère sont hérités.

***Quels évènements de la division cellulaire méiotique sont à la base des principes de ségrégation et d'assortiment indépendant ?***




## ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

### La préservation de la diversité génétique

Une des façons pour les scientifiques d'évaluer la santé de l'environnement d'une région est d'estimer la diversité des organismes présents. Les environnements dont la variété des espèces est élevée sont considérés comme en meilleure santé que ceux où elle est moindre. Les causes d'une diminution de la diversité sont multiples : perte d'habitat, exploitation des animaux ou des plantes par la chasse ou la cueillette, introduction d'espèces étrangères.

Un autre critère d'évaluation de l'état de santé d'un environnement est la diversité génétique. La diversité génétique est la variété des allèles à l'intérieur d'une espèce. Quand une espèce proche de l'extinction est préservée, sa diversité génétique, réduite, demeure une menace pour sa santé et sa survie. Les évènements proches de l'extinction, au cours desquels beaucoup d'individus meurent, éliminent beaucoup d'allèles des populations. Le nombre peu élevé des individus favorise la consanguinité, qui réduit également la diversité génétique. Le résultat est que les populations qui survivent à ces évènements tendent à être génétiquement uniformes. La conséquence en est désavantageuse car, lorsque les conditions environnementales changent, les populations entières peuvent être affectées. Par exemple, si un individu est sensible à une maladie particulière, tous les autres le sont également et la maladie peut se répandre très rapidement. Dans le cas où la diversité génétique est élevée, quelques individus peuvent survivre et les risques d'extinction de l'espèce sont limités. Puisque la mutation est la source ultime de nouvelle variation dans l'espèce, la perte de la diversité génétique peut être seulement replacée à l'échelle des temps de l'évolution. En tout état de cause, quand la diversité génétique est perdue, elle l'est pour toujours.

Les généticiens de la conservation évaluent l'état de santé génétique des populations d'organismes et essaient de préserver la variation génétique qui existe à l'intérieur des espèces. Pour ce faire, ils utilisent tous les outils génétiques que met à leur disposition la science moderne, incluant les techniques moléculaires d'étude de l'ADN et des protéines des organismes en danger. Ils recherchent des populations natives d'individus apparentés qui pourraient être exploitées pour améliorer la composition génétique des organismes en danger. Ils recommandent des programmes d'élevage pour préserver les allèles qui pourraient être facilement perdus. Beaucoup de zoos à travers le monde coopèrent dans ces programmes et échangent des animaux menacés ou des gamètes d'animaux menacés de manière à préserver les allèles. Un programme de ce type est en cours pour aider à préserver le léopard des neiges (*Panthera uncia*) qui est en danger. Il y a entre 3 000 et 7 500 léopards des neiges répartis dans les montagnes d'Asie centrale où ils vivent à des altitudes comprises entre 2 000 et 5 000 mètres. Le braconnage du léopard des neiges pour sa fourrure et le commerce au marché noir sont des menaces sérieuses pour les individus restants. La chasse des proies sauvages et la destruction de l'habitat pour l'agriculture et le pâturage du bétail sont d'autres menaces (Figure 3.1 de l'encadré). L'*American Zoo* et l'*Aquarium Association* sont en train de coordonner une action pour maintenir la diversité génétique des léopards des neiges en captivité en Amérique du nord. En même temps, des organisations de conservation aident les fermiers et les gardiens de troupeaux à comprendre comment vivre avec ces félins en sécurisant les granges et les aires pour le bétail et en remboursant les fermiers pour les pertes d'animaux dues à la prédation exercée par le léopard des neiges.



**FIGURE 3.1** Léopard des neiges (*Panthera uncia*).

## RÉSUMÉ

**3.1 Les chromosomes eucaryotes**

Les chromosomes eucaryotes sont des associations d'ADN et de protéines histones enroulées de façon complexe.

La présence ou l'absence de certains chromosomes chez les mâles et les femelles détermine le sexe des animaux. Le système de détermination X-Y est le plus commun.

**3.2 La division cellulaire mitotique**

La réplication de l'ADN et sa répartition dans les cellules filles durant la mitose se réalise en un certain nombre de phases dont l'ensemble constitue le cycle cellulaire. Le cycle cellulaire est la période que parcourt une cellule depuis sa production jusqu'à la fin de sa division.

La mitose maintient le nombre parental de jeux de chromosomes dans les noyaux des cellules filles. Elle sépare les chromatides sœurs de chaque chromosome répliqué et les distribue dans les noyaux des cellules filles.

L'interphase représente près de 90 % de la durée totale du cycle cellulaire. Elle inclut les périodes de croissance cellulaire et de fonction normale. Elle inclut également le temps pendant lequel l'ADN est répliqué.

La mitose est divisée en quatre phases. Durant la prophase, le fuseau mitotique se forme et l'enveloppe nucléaire se désintègre. À la métaphase, les chromosomes répliqués s'alignent dans le plan équatorial du fuseau. Pendant l'anaphase, les centromères qui joignent les chromatides sœurs se divisent et les microtubules tractent les chromatides sœurs aux pôles opposés de la cellule. Au cours de la télophase le fuseau mitotique se désassemble, l'enveloppe nucléaire se reconstitue et les chromosomes se décondensent.

La cytokinèse ou division du cytoplasme, débute à la fin de l'anaphase et se termine à la télophase.

**3.3 La méiose : base de la reproduction sexuée**

La méiose est une forme de division nucléaire qui se déroule au cours de la gamétogenèse. Elle consiste en une seule réplication des chromosomes suivie de deux divisions nucléaires et produit quatre cellules filles qui renferment, chacune, la moitié du nombre initial de chromosomes.

Dans le cycle de vie de la plupart des animaux, certaines cellules diploïdes (N. d. T. les cellules germinales) sont les points de départ de la gamétogenèse à l'issue de laquelle sont formés des gamètes haploïdes (spermatozoïdes chez les mâles et œufs chez les femelles). La fusion des noyaux d'un spermatozoïde et d'un œuf, lors de la fécondation, produit une nouvelle cellule diploïde, le zygote.

**3.4 L'ADN : le matériel génétique**

L'acide désoxyribonucléique (ADN) est le matériel héréditaire de la cellule. L'acide ribonucléique (ARN) participe à la synthèse des protéines.

Les nucléotides sont les pierres de construction des acides nucléiques (N. d. T. les monomères). Ils comprennent une base azotée (purine ou pyrimidine), un phosphate et un sucre pentose.

La réplication de l'ADN est semi-conservative. Durant la réplication, les deux brins de la molécule d'ADN se séparent et chacun d'eux sert de matrice pour la synthèse d'un nouveau brin.

La synthèse des protéines est le résultat de deux processus. Le premier, la transcription, se déroule dans le noyau et conduit à la synthèse d'une molécule d'ARN messager à partir de l'ADN. Le second, la traduction, se déroule dans le cytoplasme vers lequel l'ARN messager a migré. Les ARN de transfert et les ribosomes lient les acides aminés selon une séquence déterminée caractéristique et spécifique d'un polypeptide.

Les changements dans l'ADN et les chromosomes incluent les mutations ponctuelles, qui altèrent les nucléotides de l'ADN et des modifications dans le nombre et dans la structure des chromosomes. Ils sont généralement délétères pour l'organisme.

**3.5 Les modalités de l'hérédité chez les animaux**

Le principe de ségrégation stipule que les gènes et les chromosomes homologues qui les supportent se répartissent dans des gamètes différents au cours de la méiose.

Le principe de l'assortiment indépendant précise que, durant la formation des gamètes, les paires de gènes ségrégent indépendamment les unes des autres. Cela tient au fait qu'au cours des processus méiotiques, les membres d'une paire de chromosomes homologues ne sont pas influencés par les mouvements des autres paires.

Dans les populations, un gène qui occupe un locus donné, peut se présenter sous plus de deux formes alléliques. Certains caractères de l'homme, comme les groupes sanguins ABO, sont déterminés par des allèles multiples.

La dominance incomplète est une interaction entre deux allèles dans laquelle chacun d'eux contribue, de façon plus ou moins équivalente, à l'expression du phénotype. La codominance est un autre type d'interaction dans laquelle les deux allèles s'expriment chez l'hétérozygote.

Les modalités de l'hérédité, observées à l'échelle des organismes, s'expliquent à l'échelle moléculaire par la présence ou l'absence d'enzymes fonctionnelles. Un allèle dominant code, généralement, pour une enzyme fonctionnelle alors que la molécule codée par un allèle récessif, bien que présente, est altérée et ne fonctionne pas.

## Questions de révision sur les concepts

1. Quels sont, parmi les éléments proposés, ceux qui diffèrent chez les mâles et les femelles d'une même espèce ?
   a. Autosomes
   b. Nucléosomes
   c. Chromosomes sexuels
   d. Histones
2. Quels sont, parmi les éléments de la liste qui suit, ceux qui devraient être les plus identiques ?
   a. Les chromosomes homologues
   b. Les chromosomes non homologues
   c. Les chromatides sœurs avant la prophase I de méiose
   d. Les chromatides sœurs après la prophase I de méiose
   e. Les chromosomes à la métaphase II
3. Les chromatides migrent aux pôles opposés de la cellule durant
   a. La prophase I de méiose
   b. La métaphase de mitose
   c. L'anaphase de mitose
   d. L'anaphase I de méiose
   e. L'anaphase II de méiose
   f. Les propositions c et d sont correctes
   g. Les propositions c et e sont correctes
4. Un étudiant réalise un croisement entre deux mouches du fruit (drosophiles). L'une est hétérozygote pour le caractère « aile vestigiale » et l'autre est homozygote pour le même caractère. Les individus de la génération issue de ce croisement devraient
   a. Tous avoir des ailes vestigiales
   b. Tous avoir des ailes de type sauvage
   c. Les uns avoir des ailes vestigiales et les autres des ailes de type sauvage dans le rapport 3:1
   d. Les uns avoir des ailes vestigiales et les autres des ailes de type sauvage dans le rapport 1:1

5. Un étudiant réalise un croisement entre deux mouches du fruit (drosophiles). L'une est homozygote pour le caractère « ailes vestigiales » et pour le caractère « yeux sepia ». L'autre est hétérozygote pour le caractère « ailes vestigiales » mais homozygote pour le caractère « yeux de type sauvage ». Les individus issus de ce croisement devraient
   a. Tous avoir des ailes vestigiales, mais une moitié avec des yeux sepia et l'autre moitié avec des yeux de type sauvage.
   b. Tous avoir des yeux de type sauvage mais une moitié d'entre eux avec des ailes vestigiales et l'autre moitié avec des ailes de type sauvage.
   c. Présenter les phénotypes suivants en nombres équivalents : ailes sauvages, yeux sauvages ; ailes sauvages, yeux sepia ; ailes vestigiales, yeux sauvages ; et ailes vestigiales, yeux sepia.
   d. Présenter les phénotypes suivants dans les proportions 9:3:3:1 : ailes sauvages, yeux sauvages ; ailes sauvages, yeux sepia ; ailes vestigiales, yeux sauvages ; et ailes vestigiales, yeux sepia.

## Questions d'analyse et d'application

1. Au cours de l'évolution, quel type de division cellulaire est apparu en premier, la méiose ou la mitose ? Pourquoi ? Quelles ont pu être les étapes qui ont assuré l'évolution de l'une à l'autre ?
2. Pourquoi est-il important que toutes les régions d'un chromosome ne soient pas continuellement en activité ?
3. Pensez-vous que les conclusions de Mendel concernant l'assortiment des gènes pour deux caractères auraient été différentes si les traits de caractère avaient été codés par des gènes présents sur le même chromosome ? Expliquez.



# 4

# Évolution : historique et preuve

## Plan du chapitre



Les questions sur l'origine de la terre et l'origine de la vie sont dans les pensées des êtres humains depuis les temps préhistoriques. Les récits sur la création furent d'abord transmis oralement de génération à génération. Puis les écrits religieux et philosophiques se sont attachés à apporter des réponses à des questions comme : Pourquoi sommes-nous ici ? A quoi ressemble réellement la nature humaine ? Comment se comporter face à la mort ?

Beaucoup d'entre nous sont aussi concernés par des questions de tout autre intérêt : Quel est l'âge de la planète terre ? Depuis quand date la vie sur la terre ? Comment la vie est apparue sur la terre ? Comment une espèce animale émerge-t-elle ? Ce sont les scientifiques qui font autorité en la matière et seules leurs investigations peuvent apporter les réponses attendues.

Ce chapitre présente l'histoire de l'évolution organique et introduit la théorie de l'évolution par sélection naturelle. L'**évolution organique**, en accord avec Charles Darwin, est « la descendance avec modification ». Cela signifie simplement que les populations changent au cours du temps. Les populations sont faites d'individus de la même espèce qui occupent un territoire donné au même moment. Ils partagent un jeu unique de gènes. Les concepts de population sont discutés dans le Chapitre 5. L'évolution en elle-même ne doit pas impliquer quelque lignage particulier ou quelque mécanisme particulier et tous les scientifiques sont d'accord et admettent que l'évidence des changements des organismes sur de longues périodes est incontestable, écrasante. De plus, la plupart des scientifiques admettent également que la sélection naturelle, exposée par Charles Darwin comme mécanisme de l'évolution, est une explication de la façon dont l'évolution procède. Malgré la certitude scientifique de la réalité de l'évolution et le consensus sur le mécanisme général, il reste encore à apprendre sur les détails des processus évolutifs. Les scientifiques auront à débattre de ces détails pendant de nombreuses années.

## 4.1 Les theories pre-darwiniennes du changement

### Compétence à acquérir

1. Présenter la façon dont les scientifiques concevaient le changement évolutif avant le travail de Charles Darwin.

L'idée d'évolution n'est pas née avec Charles Darwin. Ce sont les grecs anciens qui font déjà référence au changement évolutif. Les philosophes Empedocles (495–435 a. J. C) et Aristote (384–322 a. J. C) proposent des concepts de changement chez les organismes vivants en fonction du temps. Georges-Louis Buffon (1707–1788) étudie l'anatomie comparée pendant de nombreuses années. Il observe des variations structurales dans des organes particuliers d'animaux qui sont proches et est ainsi convaincu que le changement doit avoir eu lieu au cours de l'histoire de la vie sur terre. Buffon attribua ces changements à l'action de l'environnement. Il croyait à la création spéciale des espèces et considérait le changement comme dégénératif ; par exemple il décrivait les singes comme des hommes dégénérés.

Erasmus Darwin (1731–1802), un physicien et le grand-père de Charles Darwin était extrêmement intéressé par les questions de l'origine et du changement. Il croyait à l'ancêtre commun de tous les organismes.

Jean-Baptiste Lamarck (1744–1829) fut un zoologiste français de talent. Ses études sur les animaux contribuèrent à jeter les bases de leur classification. Il publia une série de volumes sur la zoologie des invertébrés (N.d.T. : « Histoire naturelle des animaux sans vertèbres » en sept volumes, de 1815 à 1822). Sa théorie s'appuyait sur une théorie de l'hérédité alors largement acceptée et selon laquelle les organismes développaient de nouveaux organes ou modifiaient des organes existants, en fonction des besoins (N.d.T. « la fonction crée l'organe »). (Charles Darwin adhérait aussi à cette idée). De la même façon il pensait que la non utilisation entraînait la dégénérescence des organes. Lamarck croyait que le « besoin » était dicté par un changement de l'environnement et que la transformation qu'il induisait conduisait à un perfectionnement. Lamarck arrivait ainsi à la conclusion que les espèces ne pouvaient pas s'éteindre, mais qu'elles évoluaient en espèces différentes.

Lamarck illustrait ses idées avec l'exemple souvent cité de la girafe. Il soutenait que les girafes ancestrales avaient un cou réduit comme celui des autres animaux. L'obligation d'atteindre les branches les plus hautes pour le broutage des feuilles a entraîné la transformation des épaules qui sont devenues plus hautes (allongement des pattes avant) et du cou qui s'est allongé. Ces modifications, acquises en une génération, ont été transmises aux générations suivantes. Lamarck publia sa théorie en 1802 et l'inséra dans un des volumes de sa *Philosophie Zoologique* (1809). Il défendit ses idées malgré les critiques très vives.

D'admettre une théorie de l'hérédité dont on sait maintenant qu'elle n'est pas correcte a conduit Lamarck à tirer des conclusions erronées sur le déroulement de l'évolution. Il n'y a pas de faits prouvant que des changements de l'environnement initient des transformations des organismes susceptibles d'être transmises aux générations suivantes. Les changements, s'ils ont lieu, ont pour origines des processus qui interviennent lors de la formation des gamètes.

Des changements aléatoires dans la structure de l'ADN (mutations) ou des changements dans les processus impliqués dans la répartition des gènes dans les gamètes (assortiment indépendant, crossing-over, rencontre aléatoire des gamètes lors de la fécondation, voir Chapitre 3) entraînent des variations dans les générations d'individus produites. L'environnement intervient en déterminant lesquelles sont viables et donc transmises aux générations suivantes. Même si les conclusions de Lamarck relatives au mécanisme des changements sont incorrectes, son nom doit être retenu pour avoir, avec force et constance, affirmer la notion de transformation et de changement évolutif et pour ses nombreux travaux dans le domaine de la zoologie.

### Synthèse de la section 4.2

La notion de changement évolutif remonte aux anciens philosophes grecs et a persisté dans l'esprit des scientifiques jusqu'à ce que Charles Darwin en ait apporté les arguments décisifs. Jean-Baptiste Lamarck croyait que le moteur des changements évolutifs était la réponse à des besoins crées par des modifications de l'environnement. Nous savons maintenant que cela est faux.

***L'extinction est une conséquence possible des changements évolutifs. Si Lamarck avait eu une idée correcte du mécanisme à l'origine de ces changements, l'extinction aurait-elle été l'issue la plus probable, plutôt plus probable ou plutôt moins probable ? Expliquez.***

## 4.2 Les premières années de Darwin et son voyage

### Compétence à acquérir

1. Décrire les circonstances qui ont conduit Charles Darwin à devenir un naturaliste à bord du HMS *Beagle*.

Charles Robert Darwin (1809–1882) naquit le 12 février 1809. Son père, comme son grand-père était physicien. Pendant sa jeunesse, à Shrewsbury, en Angleterre, ses centres d'intérêt étaient les chiens, les collections et la chasse des oiseaux, occupations favorites des familles aisées anglaises du dix-neuvième siècle. Cela le captivait plus que l'éducation traditionnelle reçue au pensionnat. À seize ans (1825), il entre à l'école médicale d'Edimbourg, en Ecosse. Pendant deux ans, il prend plaisir à côtoyer les scientifiques reconnus de cette école. Darwin, toutefois, ne se destine pas à une carrière médicale car il ne supporte pas que les gens souffrent. Son père le comprend et l'oriente vers des études théologiques dans l'Eglise d'Angleterre. Charles est envoyé au Christ's College de Cambridge et gravit les échelons, avec succès, jusqu'en 1831. Cette voie, comme la voie médicale, ne lui convient pas. Les seuls souvenirs mémorables qu'il en garde sont le contact et les expériences avec les scientifiques de Cambridge. Durant son passage à Cambridge, Darwin développe une véritable passion pour la collection des coléoptères et apporte, par ses observations, une contribution importante à leur taxonomie.

### Le voyage du HMS *Beagle*

Un de ces professeurs à Cambridge, le botaniste John S. Henslow, recommanda Darwin comme naturaliste dans le cadre d'une expédition géographique au cours d'un voyage autour du monde. Il embarqua sur le HMS Beagle le 27 décembre 1831, pour un voyage d'une durée de cinq ans (Figure 4.1). Darwin participa aux tâches quotidiennes et de routine pendant le voyage en mer et réalisa de nombreuses collections qu'il envoya à Cambridge. Le voyage lui donna l'opportunité d'explorer les forêts tropicales humides, des gisements fossilifères, les sommets volcaniques d'Amérique du Sud, et les atolls coralliens du Pacifique Sud. Le plus important fut le séjour de cinq semaines aux **Iles Galapagos**, un groupe d'îles volcaniques à 900 km de la côte de l'équateur. Quelques-unes de ces idées les plus révolutionnaires viennent des observations de la vie animale et végétale sur ces îles. À la fin du voyage Darwin était tout juste âgé de 27 ans.

En 1842, Darwin avait développé l'essentiel de ces conclusions mais il en retarda la publication, incertain de la façon dont elles seraient accueillies. Ses idées furent, peut-être, présentées avant la réunion de la Société Linnéenne à Londres en 1858, et *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* fut publié en 1859 et révolutionna la biologie. Dans les années qui suivirent son voyage, Darwin fut un scientifique très prolifique. Il publia cinq volumes sur *Zoology of the Beagle Voyage* (1843), *Fertilisation of Orchids*

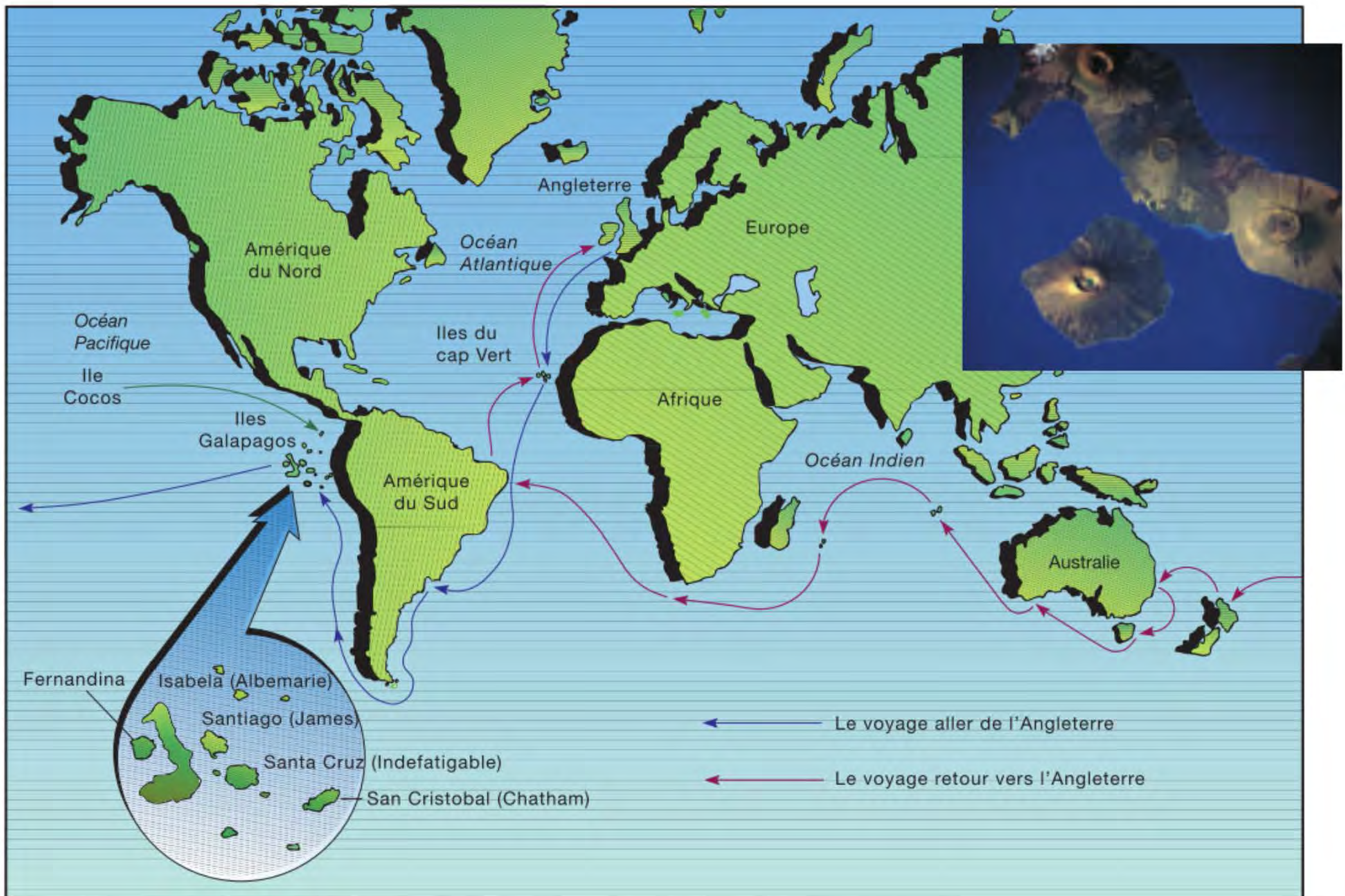



**FIGURE 4.1**

**Le voyage du HMS *Beagle*.** Charles Darwin grandit et fut éduqué en Angleterre. Il servit comme naturaliste dans une expédition géographique qui dura cinq années. Les observations de Darwin, particulièrement celles qu'il fit aux îles Galapagos, furent à la base de sa théorie de l'évolution par sélection naturelle. L'insert montre deux de ces îles photographies par la navette spatiale *Atlantis*. Fernandina (en bas à gauche de l'insert) est formé d'un seul pic volcanique. Isabela en compte trois nommés Wolf (en haut, à gauche), Darwin (au centre) et Alcedo (en bas, à droite).

(1862), *The Variation of Plants and Animals under Domestication* (1873), *The Descent of Man* (1871), et de nombreux autres travaux.

### Synthèse de la section 4.2

Les premières années de la vie de Darwin furent passées à collectionner et à chasser. Ces années ont aiguisé son intérêt pour l'histoire naturelle. C'est pendant qu'il étudiait à Cambridge qu'il fut nommé comme naturaliste dans une grande expédition autour du monde sur le HMS Beagle. Sa théorie de l'évolution par sélection naturelle a pris forme à partir des observations faites pendant et après ce voyage.

***Quelles sont les trois expériences dans la vie de Charles Darwin qui ont influencé le rôle qu'il a joué pour nous aider à comprendre comment l'évolution se déroule ?***

## 4.3 Premier développement des idées de Darwin sur l'évolution

### Compétence à acquérir

1. Lister les faits évidents qui ont convaincu Charles Darwin qu'il y avait évolution ?

Le développement de la théorie de l'évolution de Darwin par la sélection naturelle fut un processus long et laborieux. Darwin devait être convaincu que le changement intervenait avec le temps. Avant son voyage, Darwin acceptait l'opinion qui prévalait alors selon laquelle la terre et ses habitants avaient été créés 6 000 ans plus tôt et n'avaient pas changé depuis. Parce que les observations faites

durant le voyage suggéraient que le changement était une réalité, il réalisa que 6 000 ans ne pouvaient rendre compte de la diversité des espèces modernes si celle-ci résultait d'un changement graduel. Une fois l'idée de changement ancrée dans la pensée de Darwin, il fallut à peu près vingt ans d'étude pour concevoir et documenter minutieusement le mécanisme par lequel le changement s'opérait. Darwin mourut sans connaître les principes génétiques qui supportaient sa théorie.

## Géologie

Durant le voyage, Darwin lisait *Principles of Geology* de Charles Lyell (1770-1875). Dans son livre, Lyell développait les idées d'un autre géologue, James Hutton, résumées dans la théorie de **l'uniformitarianisme**. Selon cette théorie, ce sont les forces du vent, de la pluie, des rivières, des volcans qui façonnent la terre aujourd'hui comme elles l'ont fait dans le passé. Lyell et Hutton soutenaient que ces forces et non des évènements catastrophiques avaient dû agir ainsi sur des centaines de millions d'années. La lecture de ce livre ancra deux autres idées importantes dans l'esprit de Darwin : (1) la terre pouvait être beaucoup plus âgée que 6 000 ans, et (2) si la surface de la terre changeait au cours du temps pourquoi n'en serait-il pas de même des formes vivantes qui l'habitent ?

## La preuve par les fossiles

Une fois l'Amérique du Sud atteinte, Darwin passa son temps à fouiller les lits asséchés des rivières des pampas (plaines herbeuses) de l'Argentine. Il trouva les restes fossiles d'un animal éteint ressemblant à l'hippopotame, maintenant appelé *Toxodon*, et d'un animal ressemblant au cheval *Thoatherium*. Ces fossiles correspondaient à des animaux différents de tout autre animal vivant dans la région. Des chevaux modernes étaient présents en Amérique du Sud, bien évidemment et ils avaient été introduits par les explorateurs espagnols vers 1 500. Les fossiles découverts suggéraient donc que les chevaux avaient été présents, puis s'étaient éteints bien avant 1 500. Darwin avait aussi trouvé des fossiles d'armadillos géants et de paresseux géants (Figure 4.2). Mise à part leur grande taille, ces fossiles étaient similaires aux formes vivantes que Darwin rencontraient dans la région.

## Les îles Galapagos

En remontant la côte ouest de l'Amérique du Sud, le HMS Beagle s'arrêta aux îles Galapagos, qui doivent leur nom aux tortues géantes qu'elles hébergent (Sp. *Galapago*, tortue). Les tortues pèsent près de 250 kg, ont une carapace de 1,8 m de diamètre, et vivent 200 à 250 ans. Le gouverneur des îles fit remarquer à Darwin que la forme des carapaces était différente d'une région à l'autre de l'île Albemarle. Darwin nota également d'autres différences. Les tortues des régions sèches avaient un cou plus long que celles des habitats humides (Figure 4.3). Exceptées ces différences, les tortues étaient similaires à celles du continent d'Amérique du Sud.



(a)



(b)

**FIGURE 4.2**

**Le paresseux géant.** (*a*) Charles Darwin trouva des preuves de l'existence de paresseux géants en Amérique du Sud similaires à ce *Megatherium*. Ils vivaient il y a 10 000 ans et pesaient plus de 1 000 kg. Ils ne se déplaçaient certainement pas entre les branches des arbres comme leur seul parent actuel, *Choloepus*, 4,5 kg. (*b*) Au contraire ils devaient probablement se nourrir des feuilles des branches basses qu'ils pouvaient atteindre du sol. La similarité entre les paresseux géants et les formes actuelles impressionna Darwin tenant compte du fait que les espèces changent avec le temps. Beaucoup d'espèces se sont éteintes. Comme dans ce cas, elles laissent des descendants qui apportent la preuve d'un changement évolutif.


(a)


(b)

**FIGURE 4.3**

**Les tortues des Galapagos.** (*a*) La sous-espèce à cou court de *Geochelone Elephantopus* vit dans les régions humides et se nourrit de la végétation basse, à ras le sol. (*b*) La sous-espèce au cou allongé vit dans les régions sèches et se nourrit de la végétation surélevée.

Comment expliquer ces similarités ? Pour Darwin les formes insulaires dérivaient de quelques animaux ancestraux qui arrivèrent du continent après une traversée de 900 km au travers de l'océan. Les îles Galapagos sont d'origine volcanique, (*voir Figure 4.1*), ont surgi de l'eau et n'ont jamais été reliées au continent. Actuellement on pense que les tortues ont pu flotter et être transportées par des tapis de végétation arrachés des côtes par les tempêtes. En l'absence de prédateurs sur les îles, le nombre des tortues a pu progressivement s'accroître.

Darwin expliqua aussi quelques-unes des différences qu'il observa. Dans les régions sèches, où la végétation est clairsemée, les tortues au cou long auraient été favorisées car elles auraient pu atteindre une nourriture nichée plus haut. Dans les régions humides, elles n'auraient pas été ainsi favorisées et les tortues à cou raccourci auraient survécu.

Darwin fit des observations comparables avec un groupe d'oiseaux, sombres et ressemblant à des moineaux. Il nota que les pinsons des Galapagos présentaient des similarités qui laissaient supposer une origine commune. Les scientifiques pensent maintenant que les pinsons des Galapagos descendent d'une espèce ancestrale qui peuplait le continent d'Amérique du Sud. L'arrivée de quelques pinsons à la faveur d'un ou de plusieurs évènements de colonisation fut probablement le point de départ de l'installation des premières populations d'oiseaux sur les îles. Les premiers pinsons rencontrèrent des habitats différents, peu peuplés d'autres oiseaux et de prédateurs. Les pinsons ancestraux, vraisemblablement des mangeurs de graines, se multiplièrent rapidement et remplirent les habitats riches en graines qui leur convenaient. Quatorze espèces de pinsons se diversifièrent à partir du groupe ancestral, avec, notamment, une espèce dans la petite île Cocos au nord-est des Galapagos. Chaque espèce est adaptée à un habitat spécifique. La différence la plus marquante entre ces espèces concerne les adaptations du régime alimentaire qui se manifestent dans la forme et la taille des becs. Les pinsons des îles Galapagos offrent un exemple de **radiation adaptative** c'est-à-dire d'apparition de nouvelles formes à partir d'une espèce ancestrale, en réponse à l'ouverture des nouveaux habitats (Figure 4.4).

Les expériences de Darwin en Amérique du Sud et aux îles Galapagos l'ont convaincu du changement des animaux au cours du temps. Il utilisa les années qui suivirent son voyage pour formuler et documenter ses idées et pour publier une description du mécanisme du changement évolutif.


Video
Radiations adaptatives des pinsons

## Synthèse de la section 4.3

Les arguments apportés par Charles Lyell convainquirent Darwin que l'âge de la terre, qui devait se chiffrer en millions d'années, représentait une période suffisamment longue pour que des changements puissent intervenir dans les organismes vivants. Les fossiles de l'Amérique du Sud et les observations sur les tortues et les pinsons des îles Galapagos lui confirmèrent que de tels changements avaient bien eu lieu. Ces observations, et d'autres, furent à la base de sa description du mécanisme du changement évolutif.

***Comment l'exemple des pinsons des Galapagos illustre-t-il le concept de radiation adaptative ?***

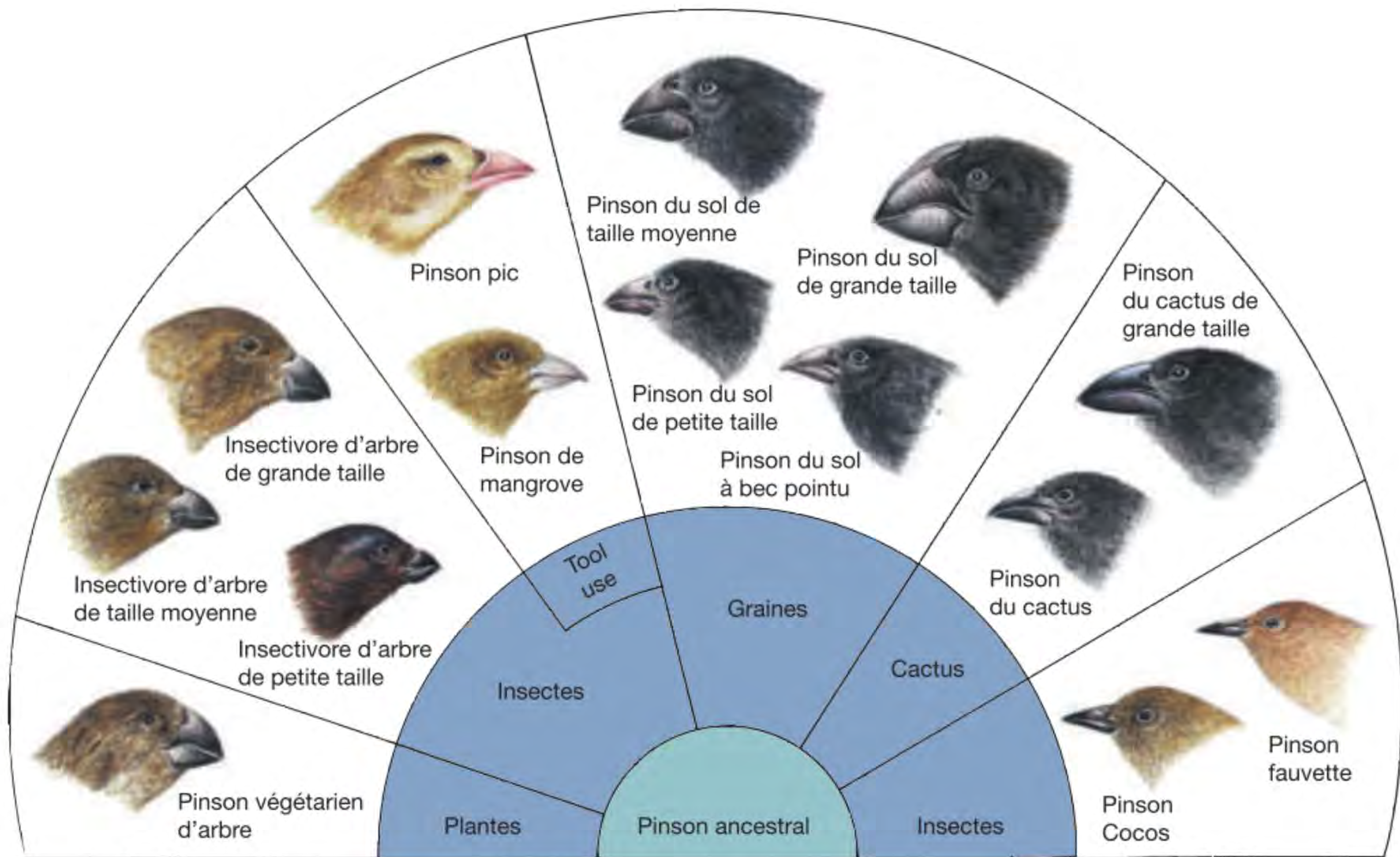



**FIGURE 4.4**

**Radiation adaptative des pinsons des Galapagos.** Les pinsons ancestraux du continent de l'Amérique du Sud ont colonisé les îles Galapagos. Des habitats ouverts et peu de prédateurs ont permis leur radiation en 14 espèces différentes.

## 4.4 LA THÉORIE DE L'ÉVOLUTION PAR SÉLECTION NATURELLE

### COMPÉTENCES À ACQUÉRIR

1. Décrire les quatre exigences pour que l'évolution se déroule par sélection naturelle.
2. Expliquer comment le succès reproductif, le phénotype et l'environnement sont reliés à l'adaptation évolutive.

Après son retour en Angleterre en 1836, Darwin travailla sur les notes et sur les spécimens qu'il avait collectés et fit de nouvelles observations. Il était au courant des succès rencontrés par les éleveurs et les reproducteurs dans l'obtention de plantes ou d'animaux exprimant les variations phénotypiques désirées (Figure 4.5). Il était curieux de savoir si cette sélection artificielle des caractères pouvait avoir un parallèle dans le monde naturel.

Des idées sur la façon dont le changement intervenait germèrent au cours de son voyage. Elles prirent leur forme définitive après 1838 suite à la lecture d'un essai de Thomas Malthus (1766-1834) intitulé *Essay on the Principle of Population*. Malthus croyait que la population humaine a le potentiel de croître géométriquement. (Une croissance géométrique implique une augmentation par doublement ou par un autre multiple plutôt que par addition d'un nombre fixe d'individus à chaque nouvelle génération). Toutefois, les ressources ne pouvant répondre aux demandes croissantes d'une population en telle expansion, des facteurs de restriction comme la pauvreté, les guerres, des fléaux et la famine commencent à avoir une influence. Darwin réalisa qu'une lutte similaire pour la survie devait intervenir dans la nature. Cette lutte, envisagée au travers des générations, pouvait être un moyen de **sélection naturelle**. Les traits délétères pour un animal devaient être éliminés par l'incapacité à se reproduire donc de transmettre.

### Sélection naturelle

Charles Darwin n'avait pas connaissance des concepts de la génétique moderne, donc des principes génétiques qui sont à la base de la théorie actuelle de l'évolution. La version moderne de cette théorie peut être ainsi résumée :

1. Tous les organismes ont un potentiel reproductif beaucoup plus important que ce qu'ils utilisent effectivement. Par exemple, une femelle d'huître expulse à peu près 100 000 œufs à chaque ponte, une femelle d'astérie en libère près de 1 000 000 à chaque saison et une femelle de rouge-gorge dépose quatre œufs fertiles chaque saison. Qu'en résulterait-il si tous les œufs se développaient en adultes capables de se reproduire ? Un demi-million de femelles d'astéries (un demi-million des œufs fertilisés produit des femelles, l'autre demi-million des mâles), chacune d'elles produisant un million d'œufs, et cela répété sur quelques générations, remplirait rapidement les océans ! Le cas du rouge-gorge, avec seulement quatre œufs pondus, entraînerait des problèmes de ressources inimaginables en quelques années à peine.
2. Des variations héritées existent. Elles ont des origines diverses, parmi lesquelles les mutations, les recombinaisons génétiques



(a) (b) (c)

**FIGURE 4.5**

**Sélection artificielle.** 147 races de chiens sont reconnues par l'American Kennel Club. Elles ont des liens génétiques avec le loup gris (*Canis lupis*) (*a*). Des restes de chiens et d'êtres humains ont été découverts, ensemble, dans des gisements datant de 10 000 à 15 000 ans, temps approximatif de la domestication. Depuis, les humains ont sélectionné les races de chiens pour répondre à beaucoup de besoins. Certains l'ont été comme chiens de compagnie pour le plaisir des riches au standing desquels ils étaient associés. D'autres l'ont été pour accomplir des travaux. Le chien Shetland Sheep (*b*) était utilisé pour rassembler les moutons en Angleterre. D'autres chiens étaient utilisés pour la chasse. Le Wolfhound Irlandais (*c*), originaire d'Irlande, était un chasseur de cerfs et de loups. Les Romains anciens élevaient cette race et l'utilisaient dans les batailles pour faire tomber les ennemis de leurs chevaux.

(Chapitre 3) et les fécondations aléatoires. Rarement deux individus sont exactement les mêmes. Certaines variations confèrent un avantage aux individus qui les possèdent. Dans d'autres cas, elles sont nuisibles. Dans d'autres cas encore, elles sont ni avantageuses ni nuisibles. (Elles sont dites neutres). Ces variations peuvent être transmises à la descendance.

3. Parce que les ressources sont limitées, la survie est une lutte permanente. Il y a souvent plus de descendants que ce que les ressources peuvent supporter ; en conséquence, beaucoup d'individus meurent. Darwin admit que les individus qui mouraient étaient ceux qui portaient les traits (variations) défavorables qui rendaient la survie et le succès reproducteur les moins probables. Les traits qui assurent le succès de la reproduction sont dits adaptatifs.
4. Les traits adaptatifs deviennent plus communs dans les générations qui se succèdent. Les traits mal adaptés, par contre, deviennent moins fréquents puisque la probabilité de reproduction des organismes qui les portent est moindre.

À partir de ces idées, Darwin formula une théorie qui expliquait comment les tortues et les pinsons des îles Galapagos changeaient au cours du temps. Cette théorie expliquait, en plus, comment certains animaux, les anciens chevaux d'Amérique du Sud par exemple, s'étaient éteints. Que se passe-t-il lorsqu'une population animale est confrontée à de nouvelles conditions de l'environnement pour laquelle elle est mal adaptée ? Des changements climatiques, la raréfaction de la nourriture et d'autres facteurs stressants de l'environnement peuvent entraîner l'extinction.

## Adaptation

Il y a **adaptation** quand un changement hérité dans le phénotype augmente les chances de succès reproductif d'un animal dans un environnement spécifique. Les adaptations doivent être des changements héréditaires pour être transmis dans les générations qui se succèdent. Elles sont définies dans le contexte de l'augmentation du succès reproducteur car la survie des espèces dépend du succès de la reproduction et la survie des espèces est le moyen ultime de mesurer ce succès. Les adaptations sont définies dans le contexte d'un environnement spécifique parce qu'un changement qui entraîne un succès de la reproduction dans un environnement peut avoir un effet inverse dans un environnement différent.

Même ainsi définies dans le contexte du succès reproducteur, les adaptations peuvent se manifester selon des voies très variées. Elles peuvent être comportementales, physiologiques ou morphologiques. Les animaux de l'arctique, par exemple, présentent plusieurs adaptations à leur milieu. Le lièvre de l'arctique (*Leptus articus*) acquiert une fourrure blanche comme neige en hiver qui le camoufle des prédateurs. Ses oreilles relativement petites (comparées à celles d'autres lièvres) réduisent les pertes de chaleur à partir du sang qui circule dans les vaisseaux périphériques. Ses pieds relativement larges (comparés à ceux d'autres lièvres) lui permettent de ne pas s'enfoncer dans la neige alors qu'il se déplace dans la toundra arctique. Ces adaptations lui assurent la survie et augmentent les chances de reproduction (Figure 4.6).

Les nouvelles adaptations sont le résultat de mutations et sont perpétuées par la sélection naturelle. Les mutations sont des évènements aléatoires et la plupart d'entre elles sont nuisibles ou neutres (*voir Chapitre 3*). Les mutations adaptatives n'apparaissent pas en réponse à un besoin. Si tel était le cas, l'extinction n'aurait jamais lieu or l'extinction est un fait dans la vie de la majorité des espèces. La plupart des variations génétiques existent sous la forme d'allèles neutres, issus de mutations apparues plusieurs années auparavant et s'expriment en tant que traits adaptatifs quand une population rencontre un nouvel environnement et la sélection naturelle agit



**FIGURE 4.6**

**Les adaptations du lièvre de l'arctique (*Lepus articus*).** *Lepus articus* vit dans la région arctique du Canada et du Groenland sur les pentes rocheuses de la toundra surélevée, où il se nourrit de feuilles, de pousses, d'herbe, de fleurs, de racines et d'écorce. Les lièvres arctiques montrent une variété d'adaptations évolutives comme une fourrure d'hiver blanche comme neige, des oreilles relativement petites pour éviter la perte excessive de chaleur et des pieds larges pour parcourir « à raquettes » le paysage hivernal.

ensuite sur la population. L'adaptation peut conduire à l'évolution de multiples groupes nouveaux si l'environnement est exploité selon différentes voies. Quand l'évolution de multiples groupes intervient, il y a radiation adaptative (*voir Figure 4.4*).

Chaque trait de caractère n'est pas une adaptation à un type de situation environnementale. Un allèle qui promeut un trait adaptatif dans un environnement devient neutre quand cet environnement change mais est maintenu dans la population parce que le trait n'est pas délétère. D'autres allèles peuvent entraîner la manifestation de traits phénotypiques qui ne sont jamais adaptatifs. Parce que les traits exprimés sont neutres, ces allèles ne sont pas éliminés par la sélection naturelle et persistent dans la population.

## Alfred Russel Wallace

Alfred Russel Wallace (1823-1913) était un explorateur de la vallée Amazonienne et conduisit une expédition zoologique dans l'Archipel de Malaisie, qui est une zone de grande importance biogéographique. Wallace, comme Darwin, était impressionné par le changement évolutif et avait lu les écrits de Thomas Malthus sur les populations humaines. Il synthétisa une théorie de l'évolution similaire de celle de Darwin. Wallace envoya son papier à Darwin pour avoir son avis critique. Darwin reconnut la similarité des idées de Wallace et prépara un court résumé de sa propre théorie. Les textes de Wallace et de Darwin furent simultanément publiés dans le *Journal of the Proceedings of the Limnean Society* en 1858. L'insistance de Darwin pour une telle publication témoigne de son intégrité. Darwin abrégea ensuite un manuscrit sur lequel il travaillait depuis 1856 et le fit publier sous le titre *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* en novembre 1859. Les 1 250 copies préparées pour la première impression furent vendues le jour même de la parution du livre.

Au-delà des similarités, les deux théories présentaient d'importantes différences. Wallace, par exemple, croyait que chaque modification évolutive était un produit de la sélection et, en conséquence, était adaptative pour l'organisme. Darwin, au contraire, admettait que la sélection naturelle ne pouvait pas expliquer tous les changements évolutifs. Il n'accordait pas une signification adaptative à chaque modification. De plus et contrairement à Darwin, Wallace n'allait pas jusqu'à expliquer les fonctions intellectuelles de l'homme ni sa capacité à émettre des jugements moraux à partir de la théorie de l'évolution. Sur ces deux aspects, les idées de Darwin sont plus proches des points de vue de la plupart des scientifiques modernes.

Le travail de Wallace motiva Darwin pour publier ses propres idées. La théorie de la sélection naturelle, toutefois, est usuellement attribuée à Charles Darwin. Face au travail accompli par Darwin durant des années et à l'accumulation de preuves apportées, Wallace le reconnut également. En 1864 il écrivait ceci à Darwin :

> Je maintiendrai toujours (que la théorie de l'évolution par sélection naturelle) est actuellement la vôtre et la vôtre seulement. Vous l'avez élaborée avec des détails auxquels je n'avais jamais pensé des années avant que je n'ai eu, sur le sujet, un rayon de lumière.

### Synthèse de la section 4.4

La sélection naturelle intervient parce que les organismes ont un haut potentiel de reproduction. Beaucoup de variations dans les populations sont héritées et quand les organismes luttent pour survivre avec d'autres organismes ou leur environnement, beaucoup d'individus meurent. Ceux qui survivent transmettent à leur descendance des traits adaptatifs, les traits qui favorisent le succès de leur reproduction. Les traits non adaptés ou mal adaptés deviennent moins fréquents et la population change.

***Y a-t-il une différence entre concevoir la sélection naturelle comme éliminant les variations les moins adaptées ou comme retenant les variations adaptées ?***

## 4.5 Microévolution, macroévolution, et preuve d'un changement macroévolutif

### Compétences à acquérir

1. Comparer microévolution et macroévolution.
2. Décrire les sources de preuves qui confirment la réalité de la macroévolution.

L'évolution organique fut très tôt définie comme un changement dans les populations au cours du temps, ou simplement « descendance avec modification ». Le changement doit concerner la composition génétique de la population qui est transmise aux futures générations. Ces observations ont conduit les biologistes à s'intéresser aux mécanismes à l'origine de ces changements. La réalité des changements génétiques dans les populations ne fait aucun doute. Ils ont été observés sur le terrain et au laboratoire. Ces changements expliquent la résistance des bactéries aux antibiotiques et celle des insectes nuisibles aux pesticides. Un changement dans la fréquence des allèles dans les populations au cours du temps est appelé **microévolution**. Les processus de la microévolution sont discutés dans le Chapitre 5.

Sur une longue période, les processus microévolutifs entraînent des changements à plus grande échelle. Ces derniers se traduisent par l'extinction d'espèces et l'apparition de nouvelles espèces. C'est la **macroévolution**. La progression des changements macroévolutifs est difficile à observer car elle se déroule à l'échelle des temps géologiques. La réalité de son intervention, toutefois, est évidente. Les preuves sont à rechercher dans les modes de distribution des plantes et des animaux, les fossiles, les molécules biochimiques, les structures anatomiques et les processus développementaux. De la même façon qu'un cambrioleur laisse derrière lui des traces de son passage, les organismes livrent des informations sur ce à quoi ils ressemblent et comment ils vivent. Les chercheurs en évolution rassemblent ces preuves et recueillent des informations sur la vie des organismes éteints et leurs relations avec les formes actuelles. Les faits mettant en évidence la macroévolution sont présentés dans la section qui suit.

## Biogéographie

La **biogéographie** étudie la distribution géographique des plantes et des animaux. Les biogéographes essaient d'expliquer pourquoi les organismes sont ainsi actuellement répartis. Les études biogéographiques montrent que les formes de vie dans les différentes parties du monde ont des histoires évolutives distinctes.

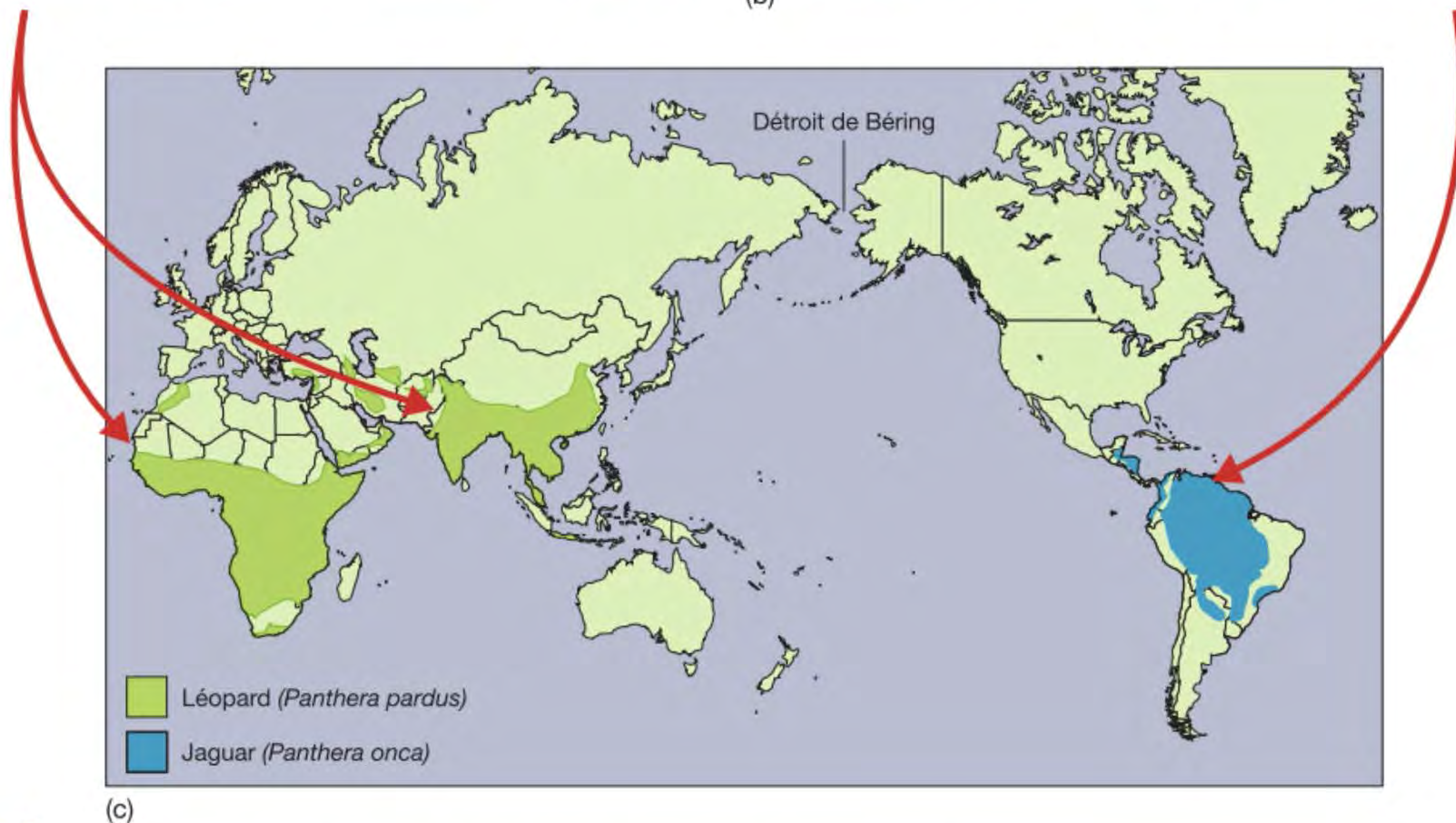
Les biogéographes essaient de comprendre comment des organismes appartenant à des groupes similaires sont dispersés dans des aires séparées par des barrières apparemment impénétrables. Par exemple, les félins sauvages peuplent tous les continents de la terre, cependant ils ne peuvent pas traverser les océans. Des similarités évidentes suggèrent une origine ancestrale commune mais des différences tout aussi évidentes résultent d'une évolution indépendante durant des millions d'années (Figure 4.7 et Aperçus évolutifs, pages 72-73). Les biogéographes tentent d'expliquer pourquoi des



(a)



(b)




(c)

**FIGURE 4.7**

**La biogéographie comme preuve du changement évolutif.** (*a*) Le léopard (*Panthera pardus*) d'Afrique et d'Asie a un rôle écologique similaire de celui du (*b*) jaguar (*Panthera onca*) d'Amérique Centrale et du Sud. Leur forme similaire suggère une origine commune même si des barrières océaniques apparemment insurmontables les séparent (*c*). Des variétés tachetées de ces espèces se caractérisent par la présence (jaguar) ou l'absence (léopard) de petites taches à l'intérieur des marques sombres en rosette de leurs manteaux. Les biogéographes ont avancé des explications plausibles de ces observations. (*Voir Aperçus évolutifs, pages 72-73*).

plantes et des animaux, séparés par des barrières géographiques, sont souvent très différents alors que les environnements sont similaires. Par exemple, pourquoi tant d'animaux qui vivent en Australie et en Tasmanie sont si différents des animaux de n'importe quelle autre partie du monde ? La majorité des herbivores indigènes d'Australie et de Tasmanie est représentée par plusieurs espèces de kangourous (*Macropus*). Dans les autres régions du monde, les cerfs et le bétail remplissent les mêmes rôles. De façon comparable, le loup/tigre de Tasmanie (*Thylacinus cynocephalus*), dont on pense qu'il est éteint à l'heure actuelle, était un marsupial prédateur qui ne ressemblait à aucun autre prédateur connu. Enfin, les biogéographes essaient de comprendre pourquoi les îles océaniques ont relativement peu d'espèces résidentes mais uniques. Ils documentent la colonisation des îles et les évènements évolutifs qui en résultent et qui doivent être très différents des évènements des groupes ancestraux présents sur le continent. La discussion qui suit illustrera quelques-unes des conclusions de Charles Darwin sur la biogéographie des îles Galapagos.

Les biologistes évolutionnistes modernes reconnaissent l'importance des évènements géologiques, comme l'activité volcanique, le mouvement des continents, les changements climatiques, les soulèvements géologiques, dans la mise en place ou l'élimination de barrières aux mouvements des plantes et des animaux. Les biogéographes divisent la terre en six principales régions biogéographiques (N. d. T. écozones) (Figure 4.8). L'observation des caractéristiques des plantes et des animaux de chaque région et la connaissance de l'histoire géologique de la terre permettent de mieux comprendre les modes de répartition des animaux et les facteurs qui ont joué des rôles importants dans l'évolution animale. C'est seulement en comprenant comment la surface de la terre est devenue ce qu'elle est actuellement que nous pourrons comprendre l'histoire de ses habitants.

## Paléontologie

La **Paléontologie** (Gr. *Palaios*, vieux + *on*, *existant* + *logos*, étudier), qui est l'étude des fossiles, apporte la preuve la plus directe de l'évidence de l'évolution. Les **fossiles** (L. *fossilis*, creuser) montrent de façon évidente que des plantes et des animaux ont existé dans le passé et ont été incorporés dans la croûte de la terre (comme roche ou minéral) (Figure 4.9). Les modes de formation des fossiles dans la roche sédimentaire sont variés. Le plus communément, la fossilisation intervient quand les sédiments (comme la boue, le sable ou les cendres volcaniques) recouvrent rapidement un organisme et, selon une voie qui exclut l'oxygène donc son oxydation, ralentissent la décomposition. Les sédiments qui continuent à s'accumuler sur l'organisme mort exercent une pression. L'eau infiltre des restes et des composés inorganiques et les ions remplacent les constituants organiques. Les parties dures de l'organisme sont plus facilement fossilisées, mais les structures plus délicates peuvent l'être également lorsque la silice est impliquée dans leur remplacement. La pression et les changements chimiques transforment l'organisme en une réplique en pierre. D'autres processus de fossilisation fournissent des moulages, des empreintes des organismes ou des squelettes de

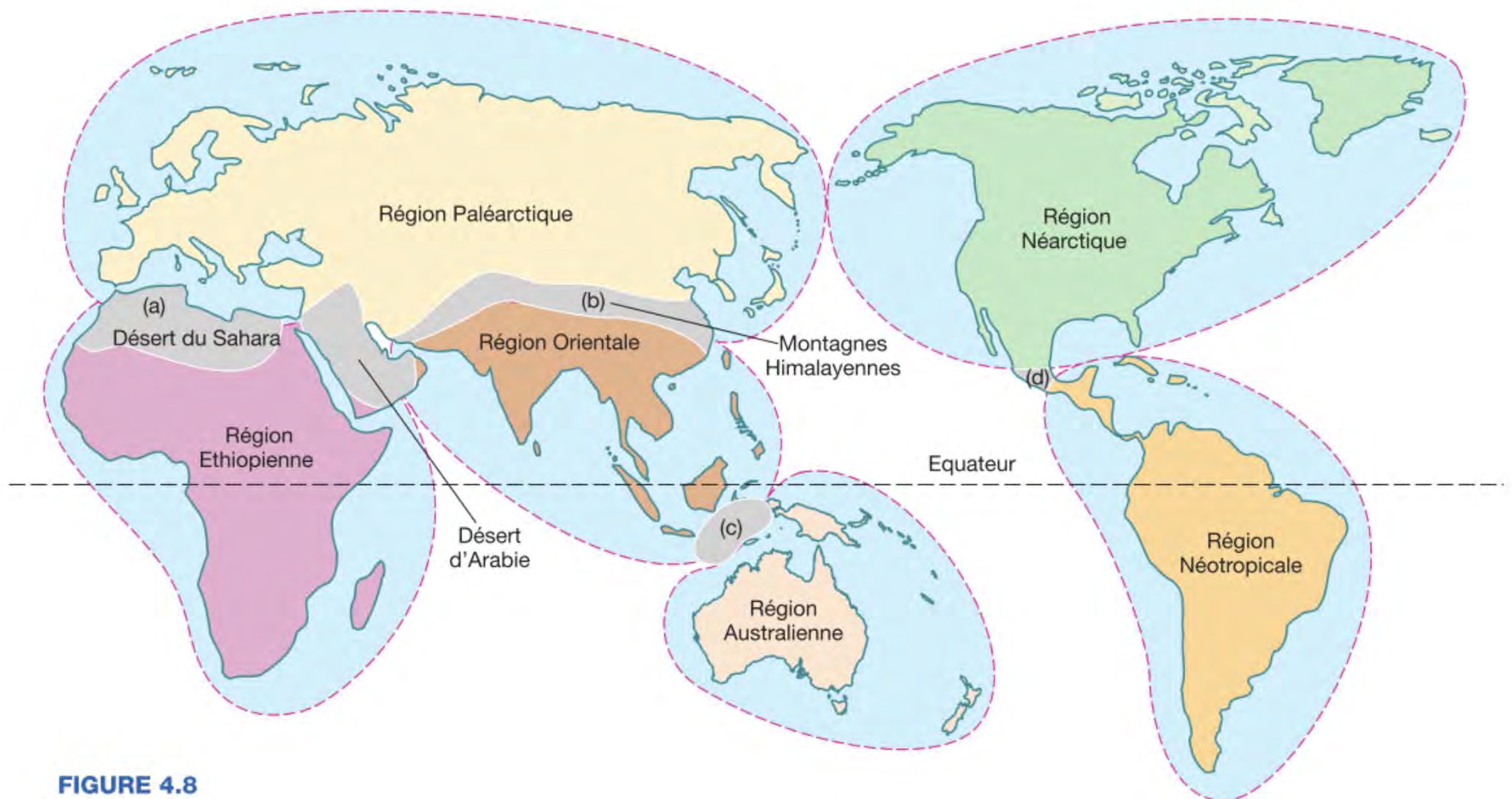



**FIGURE 4.8**

**Régions biogéographiques du monde.** Des barrières, comme les océans, les chaînes de montagnes et les déserts, séparent les régions biogéographiques du monde. (*a*) Les déserts du Sahara et d'Arabie séparent les régions Ethiopienne et Paléarctique, (*b*) Les montagnes Himalayennes séparent les régions Paléarctique et Orientale, (*c*) Les fosses océaniques profondes séparent les régions Orientale et Australienne, et (*d*) Les montagnes du Mexique du Sud et les basses terres tropicales du Mexique séparent les régions Néarctique et Néotropicale.



**FIGURE 4.9**

**Preuve Paléontologique du Changement Evolutif.** Les fossiles, comme ce trilobite (*Griffithides*), sont des preuves directes du changement évolutif. Les trilobites existaient il y a 500 millions d'années environ et se sont éteints il y a environ 250 millions d'années. Les fossiles se forment quand un animal meurt et est recouvert par les sédiments. L'eau dissout le calcaire des parties dures et le remplace par un autre minéral édifiant une réplique dure de l'animal originel. Ce processus est appelé minéralisation.

carbone. Des traces et des sillons, et souvent des restes momifiés sont parfois trouvés. La fossilisation est favorisée dans les environnements aquatiques et semi-aquatiques. Les fossiles les plus complets sont ceux d'organismes vivant dans ou autour de l'eau et ceux d'organismes qui ont des parties dures.

Les fossiles apportent des informations concernant les séquences d'apparition et de disparition des organismes. Les différentes strates de roches résultent de modes différents de sédimentation. Les évènements climatiques et géologiques influencent les modes de sédimentation. Quand les modes de sédimentation changent, une rupture intervient dans le dépôt, laissant en place une couche ou strate distincte. Les strates successives s'empilent les unes sur les autres, les plus jeunes au-dessus des plus anciennes. Les fossiles présents dans les strates les plus jeunes correspondent à des animaux plus récents que ceux des autres couches. Les géologues peuvent relier les strates autour du monde et déterminer le moment de leur formation en les datant avec l'utilisation des éléments radioactifs (voir l'encadré Comment connaissons-nous les échelles de temps évolutives ? page 70). Les paléontologues utilisent également les séries de fossiles pour décrire l'histoire de la vie sur terre (à l'intérieur de la deuxième page de couverture). La paléontologie apporte les preuves évidentes de la macroévolution.



**Animation**
Histoire géologique de la Terre

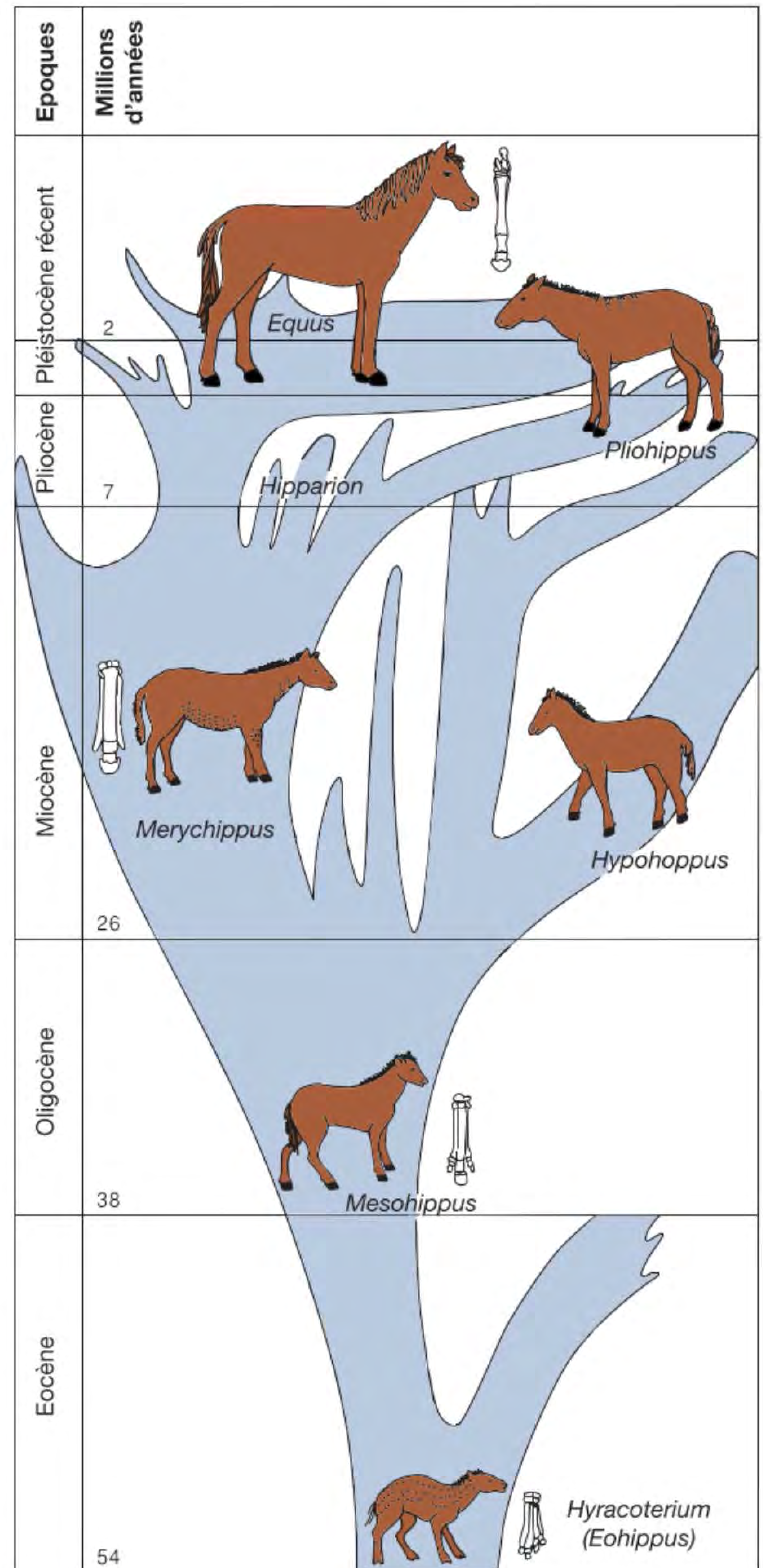



**FIGURE 4.10**

**Reconstruction d'un lignage évolutif à partir des preuves apportées par les fossiles.** Les collections de fossiles permettent de retracer l'évolution du cheval sur une période de 60 millions d'années. *Hyracotherium* (*Eohippus*) avait la taille d'un chien et des pieds à quatre doigts proéminents. Seul le doigt médian avec des doigts vestigiaux de part et d'autre subsistent chez les chevaux modernes. Il y a environ 17,7 millions d'années une diversification évolutive rapide a conduit au mode de vie brouteur des chevaux modernes. Il y a environ 15 millions d'années, 10 à 12 espèces de formes fossiles vivaient en Amérique du Nord. Noter que les lignages évolutifs sont rarement des successions simples de changements. Au contraire de nombreuses branches latérales ramifient le tracé mais elles sont vouées à l'extinction.

## Analogie et homologie

Les structures et les processus des organismes peuvent être semblables. Il y a deux raisons à ces ressemblances et chacune d'elles est une preuve de l'évidence de l'évolution. La ressemblance peut concerner deux organismes qui ne sont pas en relation mais qui sont adaptés à des conditions similaires. Par exemple, les adaptations au vol sont assurées par les surfaces planes et glissantes des ailes d'oiseaux et d'insectes. Ces similarités indiquent qu'une évolution indépendante au sein de ces deux groupes a produit des structures superficielles similaires et leur a permis d'exploiter un environnement aérien commun. Une telle adaptation est appelée **évolution convergente** et les structures similaires sont dites **analogues** (Gr. *analog* + os, proportionné).

La ressemblance intervient également lorsque deux organismes partagent un ancêtre commun. Les structures et les processus de ces organismes sont dites **homologues** (Gr. *homolog* + *os*, en accord) (c'est-à-dire ayant une relation identique ou similaire). Les homologies qui intéressent les aspects structuraux sont étudiées dans le cadre de l'anatomie comparée. Celles qui concernent le développement des animaux et les processus biochimiques de leurs fonctions le sont par les techniques de la biologie moléculaire.

### *Anatomie comparée*

**L'anatomie comparée** est l'étude de la structure des animaux vivants et fossiles et des homologies qui indiquent des relations évolutives étroites. Par exemple, les appendices de vertébrés ont un arrangement commun des os que l'on retrouve chez les amphibiens primitifs et certains groupes de poissons. Les appendices ont été modifiés pour accomplir différents modes de locomotion comme la nage, la course, le vol et la reptation, mais les groupes d'os de base et les relations entre eux sont les mêmes (Figure 4.11). Les similitudes dans l'organisation de ces os reflètent leur origine ancestrale commune et le fait que, en dépit de modifications de détails, ils ont retenu leurs fonctions primaires dans la locomotion.

D'autres structures peuvent être homologues même si elles diffèrent en apparence et dans la fonction qu'elles exercent. L'origine des os de l'oreille moyenne des vertébrés terrestres en offre un exemple. Les poissons n'ont pas d'oreilles moyenne et externe. Leur oreille interne est impliquée dans l'équilibration, la stabilité et l'audition avec le bruit des vagues transmis par les os du crâne. Les vertébrés terrestres ont évolué à partir de poissons primitifs, et leur oreille est adaptée à la détection des vibrations de l'air. Les vibrations sont transmises aux récepteurs de l'oreille interne par l'oreille moyenne et, dans certains cas, également par l'oreille externe. Un (chez les amphibiens, le reptile et les oiseaux) ou plusieurs (cas des mammifères) petits os de l'oreille moyenne transmettent les vibrations de la caisse du tympan (membrane tympanique) à l'oreille interne. L'étude des fossiles révèlent l'origine de ces os (Figure 4.12). Des os, qui assurent la suspension de la mâchoire chez les poissons primitifs, sont incorporés dans les restes des fentes pharyngiennes (branchie) pour former l'oreille moyenne. Chez les amphibiens, les reptiles et les oiseaux, un seul os de poisson (l'os hyomandibulaire) donne l'unique os de leur oreille moyenne (la columelle ou stapes). Dans l'évolution des mammifères, deux os supplémentaires qui participaient à la suspension de la mâchoire du poisson ancien (le carré et l'articulaire) s'incorporent à l'oreille moyenne (l'incus et le malleus, respectivement).

Il y a beaucoup d'autres exemples de structures qui dérivent par changement d'une forme ancestrale. Parfois les changements mettent en place une structure désavantageuse pour l'organisme. L'appendice vermiforme de l'homme dérive d'une grande poche de fermentation, utilisée comme telle chez les lapins et beaucoup d'autres herbivores. Chez les êtres humains l'appendice a une fonction lymphoïde, de peu d'importance face aux problèmes qu'occasionne son infection. Les boas constrictors ont des membres postérieurs (pelviens) réduits, restes des appendices des ancêtres reptiliens. Les baleines, comme tous les cétacés, ont évolué à partir de mammifères terrestres et ont retenu des restes des appendices pelviens de leurs ancêtres qui leur permettaient de se déplacer sur terre. Dans les deux exemples précédents les restes de membres postérieurs n'ont aucune fonction apparente (Figure 4.13). Les structures qui n'ont apparemment pas de fonction chez les animaux modernes mais qui dérivent de structures fonctionnelles chez les ancêtres sont appelées **structures vestigiales** et offrent une autre source d'évidence des changements évolutifs.

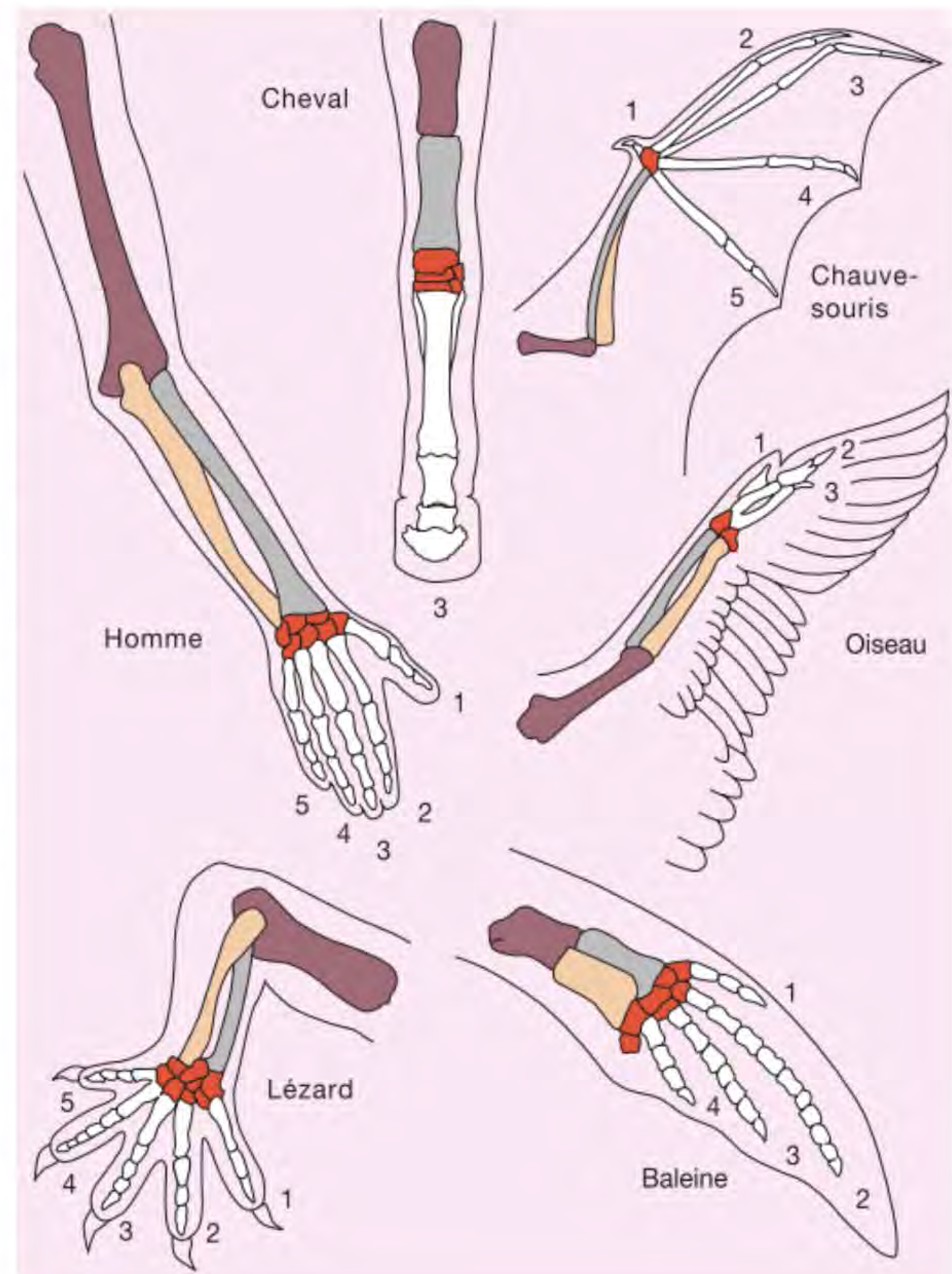



**FIGURE 4.11**

**Le concept d'homologie.** Les membres antérieurs des vertébrés ont évolué à partir d'un plan d'organisation ancestral. Des vertébrés aussi différents que les baleines et les chauves-souris ont le même agencement de base des os. Les doigts sont numérotés de 1 (pouce) à 5 (petit doigt). Le code couleur utilisé indique les os homologues.

### *Les modalités du développement*

L'observation des modalités du développement apporte des preuves évidentes de l'évolution. Les stades du développement d'animaux

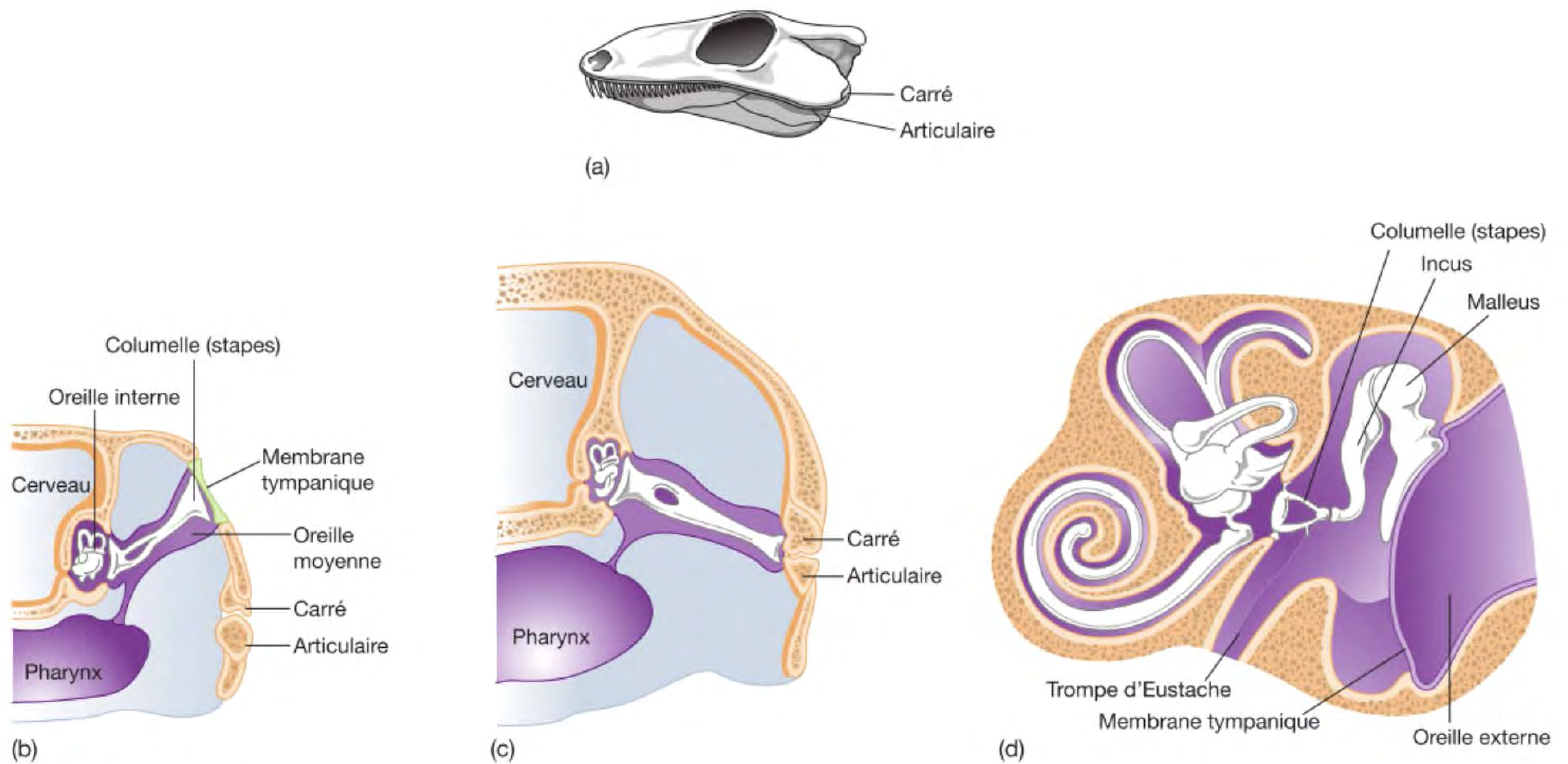



**FIGURE 4.12**

**Evolution des osselets de l'oreille des vertébrés.** (*a*) Vue latérale du crâne d'un amphibien primitif montrant deux os (carré et articulaire) dont la fonction est d'assurer la suspension des mâchoires et qui font partie des os de l'oreille moyenne. Représentations schématiques de sections de têtes (*b*) d'un amphibien primitif, (*c*) d'un reptile primitif et (*d*) d'un mammifère montrant le destin de trois os d'un poisson primitif. La columelle (stapes) dérive d'un os appelé hyomandibulaire, l'incus de l'os carré et le malleus de l'articulaire.

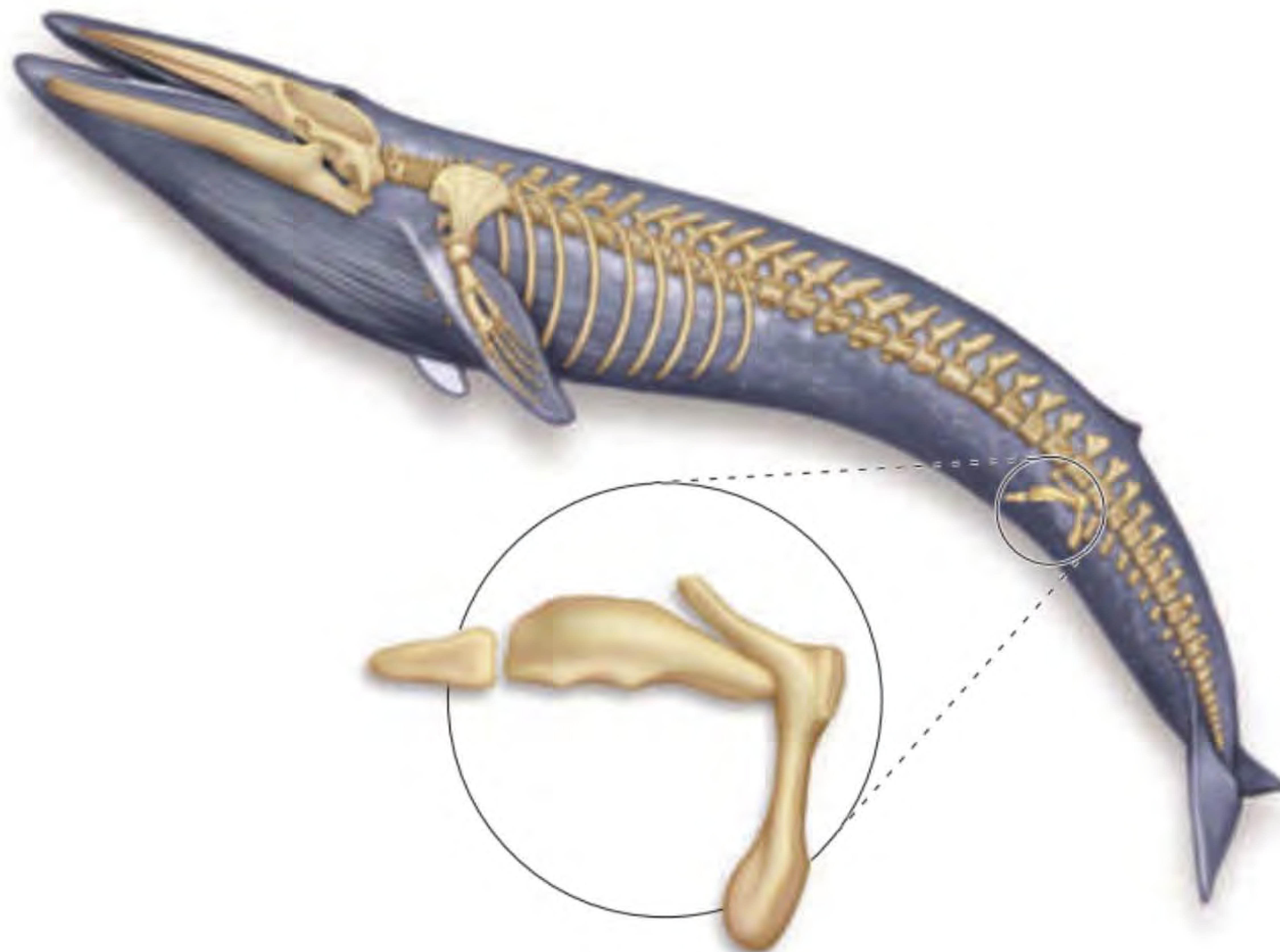


**FIGURE 4.13**

**Structures vestigiales.** Les os pelviens des baleines évoluent à partir des os pelviens de l'ancêtre mammalien des cétacés terrestres. Chez les baleines ils n'ont pas de fonction apparente et sont un exemple de structure vestigiale.



## Comment connaissons-nous les échelles de temps de l'évolution ?

Les échelles de temps de l'évolution ont été étudiées depuis de nombreuses années en utilisant des techniques de datation relative qui placent les évènements géologiques selon une séquence qui est déterminée par les échantillons géologiques (N.d.T. : nature des roches, contenu en fossiles). La datation absolue fournit des dates précises des évènements et est déterminée par radiométrie et des techniques moléculaires. Ces techniques ont été utilisées pour établir les échelles de temps du tableau tracé **à l'intérieur de la deuxième page de couverture** de cet ouvrage.

Les roches ignées se forment lorsque la lave refroidit. Ces roches renferment les isotopes radioactifs de certains éléments. Par exemple l'uranium-238 est un isotope radioactif qui se désintègre en passant par une série d'isotopes pour produire du plomb-206. Le processus de désintégration se réalise à vitesse constante pour un isotope donné. Cette vitesse définit la demi-vie de l'isotope – temps nécessaire à la désintégration de la moitié des noyaux instables. La demi-vie de l'uranium-238 est de 4,5 milliards d'années. Aucun isotope radioactif ne s'intégrant dans la roche une fois celle-ci formée, le rapport de l'isotope radioactif sur ses produits de désintégration peut être utilisé pour dater la roche ou un fossile qu'elle renferme. Les vitesses de désintégration étant différentes d'un élément à un autre, des cadres de temps variés peuvent être mesurés. La très longue demi-vie de l'uranium-238 en fait un élément intéressant pour dater des formations rocheuses âgées de centaines de millions d'années.

Les techniques moléculaires ont fourni un autre procédé de datage absolu,celui de l'horloge moléculaire. Les biologistes moléculaires ont constaté que le taux de changement, dans chaque type de molécule, est relativement constant. Des molécules différentes ont des taux différents de changement. Dans quelques molécules les changements sont délétères et contre-sélectionnés, ainsi, pour ces molécules, l'horloge des changements bat-elle très lentement. Dans d'autres, les changements sont tolérés car moins désavantageux pour la fonction. L'horloge bat à un rythme moins lent. Ce principe de datation est applicable aux régions de l'ADN qui ne codent pas pour des protéines fonctionnelles. Si le taux de changement d'une région de l'ADN est relativement constant dans le temps, la quantité de changements peut alors être utilisée pour dater les évènements évolutifs. Ce concept est celui de l'**horloge moléculaire**. Sa précision est controversée, mais quand les dates peuvent être corroborées par les techniques radiométriques et de datation relative, elle devient un outil très efficace pour les biologistes de l'évolution. Les échelles de temps représentées dans les Aperçus Evolutifs de ce chapitre donnent un exemple de la façon dont les techniques moléculaires radiométriques peuvent mises en œuvre pour établir quand les évènements évolutifs sont intervenus.

proches présentent des traits communs car les changements qui interviennent dans le contrôle du développement des animaux sont généralement délétères et sont éliminés par la sélection naturelle. Par exemple les stades précoces de l'embryogenèse des vertébrés sont remarquablement similaires (Figure 4.14*a*). Plusieurs systèmes d'organes des vertébrés montrent également des patrons de développement similaires (Figure 4.14*b*).

Les adultes des différents groupes de vertébrés sont différents les uns des autres. Si les patrons de développement sont si similaires, comment les différences aux stades adultes émergent-elles ? L'évolution donne à nouveau la réponse. Les différences sont le résultat de changements évolutifs dans les gènes qui contrôlent le démarrage des stades du développement et la vitesse à laquelle le développement se déroule. Ces changements entraînent des différences dans la taille et les proportions des organes. Des différences dans le taux de croissance des os du crâne, par exemple, peuvent expliquer les différences observées dans les crânes de l'homme et du singe. La biologie moderne du développement permet d'appréhender comment l'évolution a conservé beaucoup de gènes qui contrôlent les similarités du développement des groupes d'animaux. En même temps elle aide à expliquer les changements qui sont à l'origine de la grande diversité des formes animales vivantes.

### *La Biologie moléculaire*

Durant les vingt-cinq dernières années, la biologie moléculaire a fourni une grande richesse d'informations sur les relations évolutives. Les changements dans les structures anatomiques et les processus physiologiques reflètent des changements génétiques et l'évolution. Malheureusement, il est souvent difficile de faire le lien entre les gènes, les structures et les fonctions qu'ils contrôlent. L'étude de l'ADN nucléaire, l'ADN mitochondrial, l'ARN ribosomal et les protéines est particulièrement utile en biologie évolutive car ces molécules reflètent directement les changements dans les gènes et ainsi l'évolution. De la même façon que les animaux peuvent avoir des structures homologues, ils peuvent avoir des processus biochimiques homologues qui peuvent être étudiés en utilisant les méthodes de la biologie moléculaire.

Les méthodes moléculaires ont plusieurs avantages : elles sont applicables à tous les organismes, les résultats sont quantifiables avec des logiciels, les banques de données moléculaires de beaucoup d'organismes sont importantes et s'enrichissent. L'utilisation de ces données permet aux biologistes d'appréhender les causes de la variation génétique et des processus moléculaires qui influencent l'évolution. Ces données fournissent l'information nécessaire à la construction des arbres évolutifs (les phylogénies).

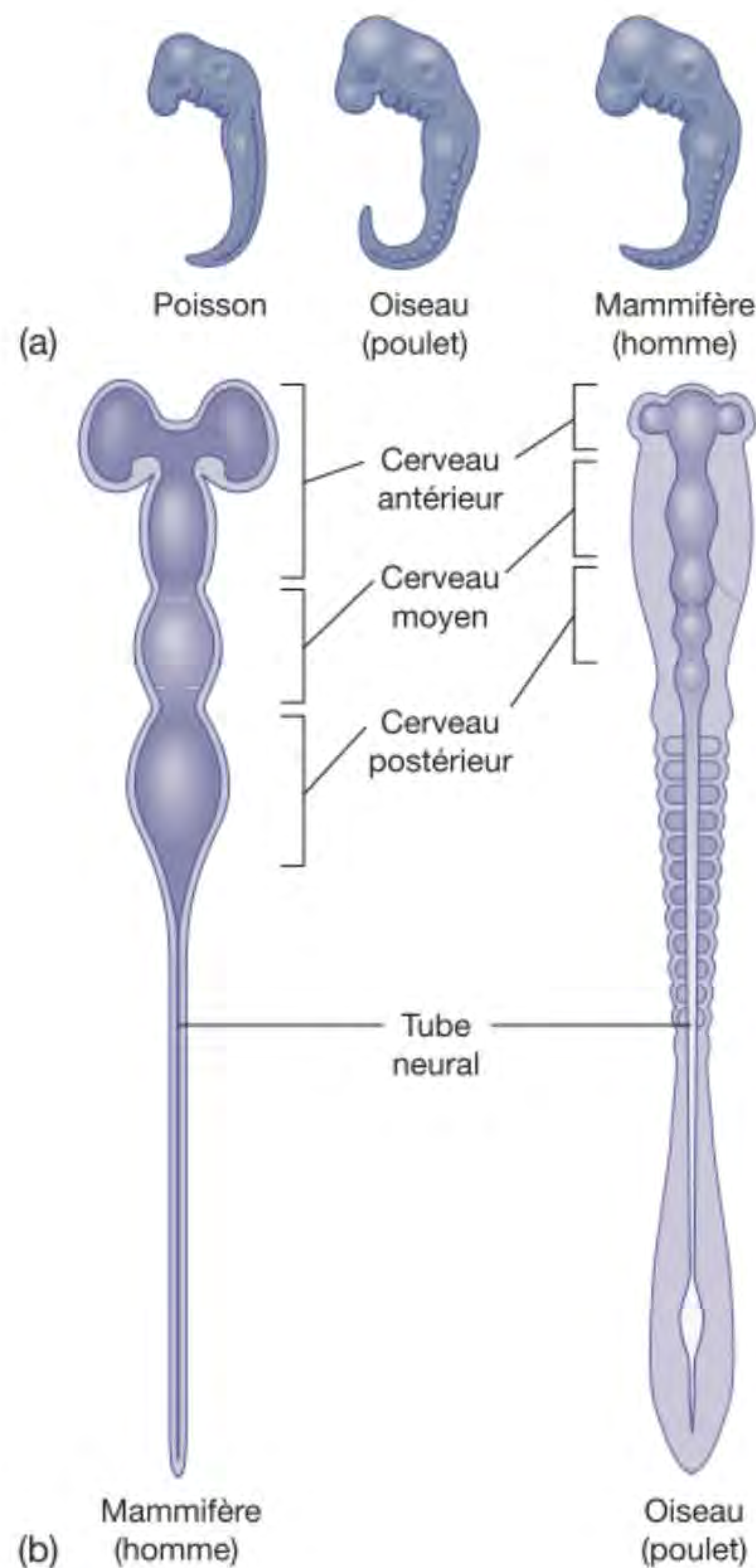



**FIGURE 4.14**

**Modèles de développement.** (*a*) Les stades embryonnaires précoces de divers vertébrés sont remarquablement similaires. Ces similarités s'expliquent par la conservation de séquences développementales chez les ancêtres communs des vertébrés. (*b*) Le développement des systèmes d'organes, comme le système nerveux, présente également des modalités similaires. Les différences qui interviennent dans les stades plus tardifs peuvent être le résultat de changements évolutifs dans le déroulement des évènements ontogénétiques.

Le principe qui sous-tend l'analyse moléculaire est que les organismes proches, apparentés sont génétiquement plus similaires que ceux qui sont éloignés. La similarité génétique ou le degré de parenté apparaît dans la variation (ou son absence) des acides aminés qui composent une protéine ou des bases de l'ADN. Cette variation génétique peut être quantifiée de différentes façons. Elle est souvent mesurée par la **proportion de loci polymorphes** dans une population. Un locus polymorphe est celui pour lequel existent deux ou plus de deux allèles. Par exemple, imaginons un chercheur qui examine 20 loci sur des représentants de deux populations. Dans la première population il trouve que cinq loci ont plus d'un allèle. La proportion des loci polymorphes est donc de 5/20 ou 0,25. Dans la seconde population le nombre est de 10 et la proportion de 0,5. La variation génétique est plus grande dans la seconde population et cela pour plusieurs raisons. Par exemple, elle pourrait s'expliquer par un temps plus grand depuis la divergence avec l'ancêtre et, par conséquent plus de temps pour que les variations s'accumulent, ou elle pourrait indiquer un mélange génétique avec plus d'un groupe ancestral. Documenter la variation génétique est important dans les études sur l'évolution car la variation est la cible (le moteur, le fuel) de la sélection naturelle. (Se rappeler que la variation génétique est le second des quatre points dans la première description de la sélection naturelle).

Les techniques d'isolement et de manipulation de l'ADN ont fourni des outils puissants pour analyser la variation génétique parmi les groupes d'animaux. La réaction de polymérisation en chaîne (PCR) et les séquenceurs automatiques d'ADN permettent aux chercheurs de débuter les analyses avec de très petites quantités d'ADN et rapidement, et de manière peu coûteuse, de déterminer les séquences de bases de l'ADN et divers types d'empreintes génétiques. La variation dans l'ADN de gènes ou de régions homologues suggère des relations étroites entre gènes et groupes d'organismes. Le diagramme arborescent à l'intérieur de la page frontale de couverture de ce livre est largement basé sur l'étude de la variation dans la séquence de bases de l'ARN ribosomal.

## Interprétation de l'évidence : phylogénie et descendance commune

Les scientifiques se servent des données rassemblées à partir des études décrites précédemment pour comprendre comment les organismes



## Que savons-nous de l'évolution – « évo-dévo » ?

L'étude du développement a révélé que des animaux appartenant à des groupes aussi divers que les insectes et les êtres humains partagent des gènes qui contrôlent certains stades du développement. **Les gènes à homéobox (Hox)** spécifient l'identité des régions du corps des jeunes embryons. Ils identifient, par exemple, la position que doit occuper la patte de la mouche ou la nageoire d'un poisson. Les mutations dans ces gènes ont pour conséquence des parties du corps qui n'apparaissent pas à la bonne place, qui sont dupliquées ou qui sont perdues. Les biologistes du développement ont découvert que les mêmes gènes Hox contrôlaient le développement de certaines structures dans divers groupes d'animaux. La segmentation du corps est présente chez les arthropodes (insectes et groupes apparentés) et les vertébrés. Dans le passé cette observation était présentée comme un cas d'évolution convergente. Il apparaît maintenant que ce sont les mêmes gènes qui contrôlent la segmentation du corps dans ces deux groupes, ce qui signifie que ce type d'organisation caractérisait déjà leur ancêtre commun. L'étude de l'évolution par l'analyse du développement est parfois appelée « évo-dévo » et révèle qu'un petit groupe de gènes communs sous-tend les processus de base du développement de beaucoup d'organismes. Evo-dévo aide à expliquer comment de petits changements dans ces gènes maîtres du développement peuvent avoir des conséquences de grande portée sur l'évolution. (Voir les Aperçus Evolutifs des Chapitres 7 et 18 pour d'autres exemples).

sont reliés les uns aux autres. La phylogénie fait référence à ces relations évolutives entre espèces. Elle inclut la description des espèces ancestrales et les relations de parenté entre les descendants actuels d'un ancêtre commun. Les descriptions impliquent l'utilisation **d'arbres phylogénétiques** montrant les lignages de la descendance. Dans le passé les biologistes tenaient compte principalement des fossiles et des caractères anatomiques pour construire des arbres phylogénétiques. L'intégration des données moléculaires a révolutionné les études phylogénétiques.

Les phylogénies sont construites en examinant les variations dans des structures, des protéines et des gènes homologues. Pour ce faire, on rassemble d'abord les données relatives aux différents organismes qui doivent être comparés. Dans les études moléculaires sont utilisées des séquences d'ADN ou de protéines d'organismes actuels. Les protéines ou l'ADN d'un locus particulier ou d'un groupe de loci sont comparés en utilisant des programmes d'ordinateur qui incluent les hypothèses sur les types de changements qui interviennent préférentiellement. (Les changements de purine en pyrimidine, ou vice versa (N. d. T. = transversions) sont moins fréquents ou moins probables que les changements entre purines ou entre pyrimidines (N. d. T. = transitions)). Les programmes d'ordinateur examinent toutes les relations possibles entre les différents organismes et les groupes d'organismes basés sur les changements évolutifs les moins nombreux intervenus depuis l'ancêtre commun qu'ils partagent.

La Figure 4.15 montre l'arbre phylogénétique de l'hémoglobine. Les gènes de l'hémoglobine sont groupés en famille alpha et famille béta. Les produits de ces gènes sont incorporés dans la molécule d'hémoglobine qui transporte l'oxygène dans les globules

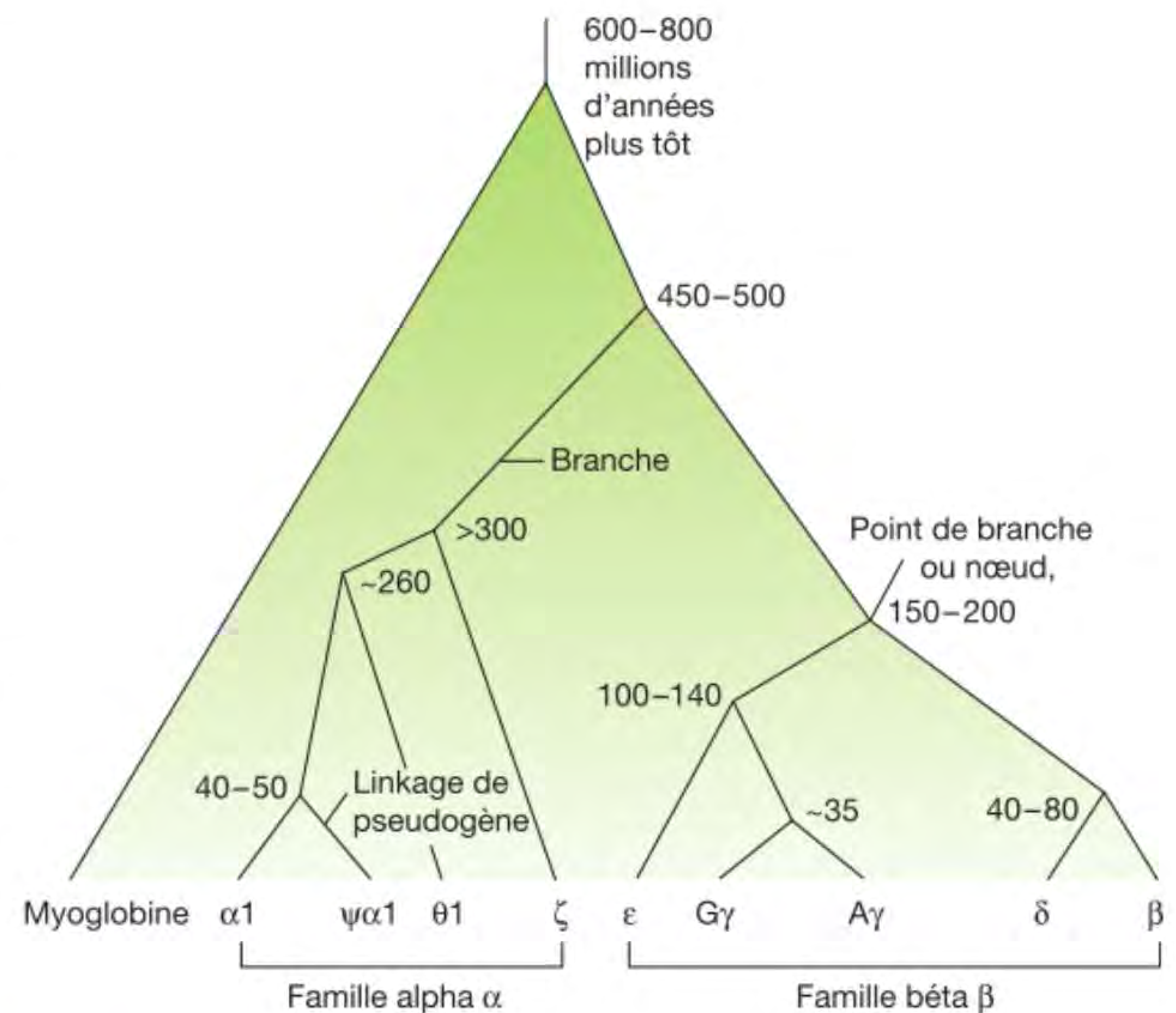



**FIGURE 4.15**

**Un arbre phylogénétique de l'hémoglobine.** L'arbre phylogénétique est établi à partir d'études moléculaires de l'hémoglobine. Les nombres portés sur chaque branche indiquent les temps approximatifs en millions d'années. Le pseudogène dans la famille alpha est un gène apparemment non fonctionnel.

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

### L'exemple de la phylogénie des grands félins

Les preuves fournies par différentes sources sont rassemblées pour préciser les relations évolutives entre animaux. Ainsi, celles amenées par la paléontologie, la biogéographie, la biologie moléculaire et l'écologie ont été exploitées pour comprendre le passé évolutif des espèces de grands félins.

Les paléontologistes (ou paléontologues N.d.T.) ont établi que les premiers félins sont apparus il y a approximativement 30 millions d'années. Le fossile le plus ancien (*Proailurus*) est celui d'un animal qui avait la taille d'un lynx et qui vivait en Europe il y a environ 25 millions d'années. Les paléontologistes ont découvert de nombreux lignages. Tous sauf un se sont rapidement éteints. Les félins modernes dérivent d'un ancêtre commun exclusif datant de 10 millions d'années environ.

Les biogéographes ont réussi à expliquer la répartition des félins sauvages autour du globe. Travaillant à partir des collections de fossiles et d'une connaissance des patterns courants de distribution, ils ont développé des hypothèses pour expliquer pourquoi certaines espèces de félins sont là où elles sont. Par exemple, le léopard (*Panthera pardus*) et le jaguar (*Panthera onca*) sont remarquablement similaires dans leur apparence (*voir Figure 4.7*) et dans les rôles écologiques qu'ils jouent. En raison de leur répartition différente, cela ne pose pas de problème pour les identifier. Le léopard est présent en Afrique, au Moyen-orient et en Asie. Le jaguar est seulement localisé en Amérique centrale et au nord et au centre de l'Amérique du sud. Un autre félin apparenté est le tigre (*Panthera tigris*), qui, historiquement, a été trouvé en Turquie, Inde, Chine et Indonésie. Les fossiles révèlent qu'un félin tigre/jaguar-like existait dans le nord de la Chine et pouvait être l'ancêtre de ces trois espèces. Une hypothèse est que cet ancêtre commun s'est répandu en Europe et vers l'est. Il y a un million d'années il aurait traversé le pont de terre de Bering qui unissait l'Asie et l'Amérique du nord. La rupture du pont aurait isolé ces groupes. La répartition du jaguar en Amérique centrale et Amérique du sud peut s'expliquer par l'apparition des lions (*Felix concolor*) en Amérique du nord. La compétition aurait poussé les jaguars vers le sud.

Les études de phylogénie moléculaire ont commencé à mettre de l'ordre dans les relations entre félins, ce qui était impossible de faire avec les autres méthodes. Ces études développent l'interprétation traditionnelle de trois lignages majeurs qui se sont diversifiés, il y a 10 millions d'années, en huit lignages plus petits. Les études moléculaires menées sur le lignage *Panthera* suggèrent que les espèces de ce groupe ont dérivé d'un ancêtre commun, entre 3 et 6 millions d'années. La date a été déterminée à partir des différences dans les séquences de bases de certains gènes d'ARN ribosomal et de gènes mitochondriaux de ces différentes espèces. Plus le pourcentage de différences dans les séquences d'un même gène est élevé (dans ce cas à peu près 7,5 %), plus est important le temps écoulé depuis la séparation avec l'ancêtre commun. La Figure 4.1 de l'encadré propose une interprétation de la phylogénie de ce lignage basée sur l'analyse des différences dans les séquences du gène de la NADH-mitochondriale.

(à suivre)

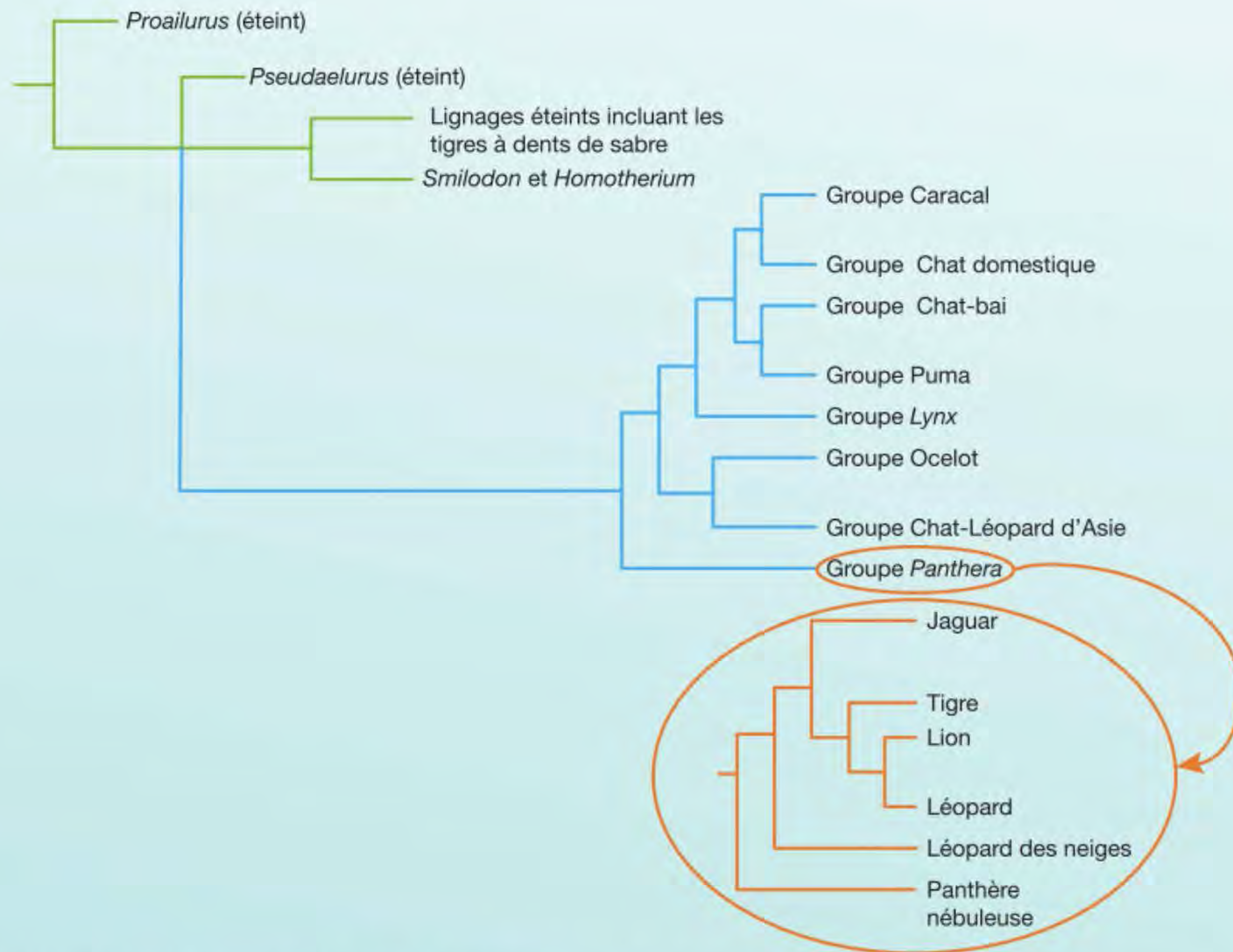



**FIGURE 4.1 Une phylogénie partielle des félins.** Les huit lignages des félins modernes dérivent d'un ancêtre commun unique apparu il y a environ 10 millions d'années. L'origine de tous les félins remonte à 30 millions d'années. La partie encerclée de l'arbre présente une hypothèse sur les liens supposés entre les espèces actuelles du lignage *Panthera* dont l'origine se situe à environ 6 millions d'années.

Les différences morphologiques (structurales) et comportementales entre les léopards et les jaguars peuvent s'expliquer par des différences dans leur habitat. La plupart des jaguars sont trouvés dans les aires forestières denses du bassin Amazonien. Leur petite taille est supposée être une adaptation aux changements de climat et de végétation que les félins ont rencontrés lorsqu'ils se sont déplacés vers le sud. Les léopards, d'un autre côté, ont évolué en un ensemble complexe de sous-espèces adaptées aux divers environnements qu'ils ont traversés. Une habitude des léopards d'Afrique et d'Asie est de mettre à profit les muscles puissants du cou et des membres pour cacher leurs proies dans les branches hautes des arbres. Les antilopes et d'autres proies pèsent trois plus qu'un léopard. Ce comportement réduit la compétition avec des hyènes nécrophages et des lions opportunistes qui peuvent tomber sur la prise tuée du léopard.

Toutes ces espèces sont menacées par la perte de l'habitat et la chasse – elles sont très prisées pour leur fourrure. Bien que le léopard ait une aire de distribution très large et une diversité de proies de base, les différentes sous-espèces se répartissent dans des parties distinctes. Les jaguars sont sévèrement menacés par la déforestation. On estime à 15 000 le nombre d'individus qui vivent à l'état sauvage.

rouges. Un autre gène apparenté code pour la myoglobine, un pigment de stockage de l'oxygène dans les muscles.

Les gènes de la famille béta ont des points de branchement ou **nœuds** qui représentent des molécules ancestrales. Dans d'autres arbres (voir Aperçus évolutifs), les nœuds peuvent représenter des individus, des populations ou des espèces. Une **branche** représente une connexion évolutive entre les molécules (les individus, les populations, ou les espèces). Plus la branche est longue, plus grande est la variation et plus distante sera la relation évolutive entre les molécules (les individus, les populations, ou les espèces). La distance relativement courte entre les nœuds de la famille béta reflète des liens évolutifs plus étroits. Des conclusions similaires peuvent être faites sur les gènes de la famille alpha. Les conclusions tirées de cet arbre sont que tous les gènes modernes (actuels) d'hémoglobine dérivent d'un seul gène qui est apparu entre 600 et 800 millions d'années plus tôt. Les arbres phylogénétiques comme celui-là et tous les arbres qui suivent et qui sont présentés dans les Chapitres 7 à 22, renforcent nos idées sur une descendance commune. Toute forme de vie est reliée et l'évidence de cette parenté est écrasante.

L'évolution est le thème unificateur majeur en biologie parce qu'il permet d'expliquer à la fois les similitudes et la diversité de la vie. Il n'y a pas de doute qu'elle est intervenue dans le passé et continue de se dérouler actuellement. Le Chapitre 5 examine comment les principes de la génétique des populations ont été combinés avec la théorie Darwinienne dans ce qui est souvent appelé la **synthèse moderne**.

## Synthèse de la section 4.5

La microévolution est un changement dans la fréquence des allèles dans les populations en fonction du temps. La macroévolution concerne des changements à plus grande échelle comme par exemple la formation de nouvelles espèces. Les preuves de la réalité de la

macroévolution sont apportées par différentes sources : biogéographie, paléontologie, anatomie comparée, biologie du développement, et biologie moléculaire. Tout ce faisceau de preuves contribue à notre compréhension des relations de parenté phylogénétique.

***Quelques opposants à la théorie de l'évolution soutiennent qu'elle n'a pas de validité scientifique car elle concerne des évènements du passé qui ne peuvent pas être observés ou recréés en laboratoire. Que répondez-vous à cette critique ?***


## Résumé

**4.1 Théories pré-darwiniennes du changement**

L'évolution organique est le changement d'une espèce au cours du temps.

Les idées d'un changement évolutif remontent aux Grecs anciens.

Jean-Baptiste Lamarck fut, au XVIII$^{ème}$ siècle, un défenseur de l'évolution et proposa un mécanisme pour l'expliquer, celui de l'héritage des caractères acquis.

**4.2 Les premières années de Darwin et son voyage**

Charles Darwin observa une impressionnante évidence de l'évolution au cours d'une expédition de cartographie sur le HMS Beagle. La théorie de l'uniformitarianisme, les fossiles de l'Amérique du Sud, et les observations sur les tortues et les pinsons des îles Galapagos le convainquirent de la réalité de l'évolution.

**4.3 Premier développement des idées de Darwin et évolution**

Au retour de son voyage, Darwin commença à formuler sa théorie de l'évolution par sélection naturelle.

En plus des connaissances acquises lors de son voyage, les observations plus tardives de sélection artificielle et la théorie de Malthus sur la croissance de la population humaine l'aidèrent dans la mise en forme de sa théorie.

**4.4 La théorie de l'évolution par sélection naturelle**

La théorie de Darwin de la sélection naturelle inclut les éléments suivants : (*a*) Tous les organismes ont un potentiel reproductif plus important que celui qu'ils peuvent jamais atteindre ; (*b*) les variations héritées ont pour origine les mutations ; (*c*) dans la lutte permanente pour l'existence, les organismes les moins adaptés à leur environnement meurent ; (*d*) Les traits adaptatifs des survivants sont transmis aux générations suivantes et les traits non adaptatifs sont perdus.

L'adaptation fait référence à un processus de changement ou à un résultat du changement.

Une adaptation est une caractéristique qui augmente le potentiel de survie et de reproduction d'un organisme dans un environnement donné.

Tous les changements ne sont pas évolutifs, et tout changement évolutif n'est pas une solution parfaite à un problème de l'environnement.

Alfred Russell Wallace proposa les grandes lignes d'une théorie similaire à celle de Darwin mais n'apporta jamais suffisamment de preuves pour l'étayer.

**4.5 Microévolution, macroévolution, et preuves de changements macroévolutifs**

La microévolution est le changement dans la fréquence des allèles dans les populations au cours du temps. La macroévolution est un changement à plus grande échelle qui se traduit par l'extinction ou la formation de nouvelles espèces à l'échelle des temps géologiques.

Les preuves d'un changement macroévolutif viennent de l'étude de la biogéographie, de la paléontologie, de l'anatomie comparée, de la biologie moléculaire et de la biologie du développement.

Toutes les sources d'évidence sont utilisées dans la phylogénie des animaux. De ces études résulte une richesse d'informations sur les lignages d'animaux qui est présentée dans les chapitres qui suivent.


## Questions de révision sur les concepts

1. Les *Principes de géologie* de Charles Lyell influencèrent Charles Darwin sur le changement évolutif, de quelle façon parmi celles qui suivent ?
   a. Sa description des fossiles d'Amérique du Sud convainquit Darwin que les espèces présentes dans le passé se sont éteintes, renforçant ainsi les idées de changement.
   b. Lyell développa les idées d'un autre géologue, James Hutton, pour qui l'uniformitarianisme, et non un changement catastrophique était responsable de la mise en forme de la surface de la terre.
   c. À partir du travail de Lyell Darwin comprit que la terre était plus âgée que 6 000 ans.
   d. Lyell décrivit l'origine volcanique des îles Galapagos, permettant à Darwin d'avoir des idées sur la façon dont ces îles ont pu être colonisées par les tortues et les pinsons.
   e. b et c sont correctes.
   f. a à d correctes
2. L'évolution d'un certain nombre de nouveaux caractères à partir d'une forme ancestrale est appelée ___________ et résulte de ___________.
   a. sélection naturelle ; ouverture de nouveaux habitats
   b. radiation adaptative ; ouverture de nouveaux habitats
   c. équilibre ponctué ; perte de variation génétique chez une espèce
   d. microévolution ; extinction de une ou deux espèces étroitement apparentées
3. Un changement héritable qui augmente la chance de succès reproductif d'une animal

a. est une adaptation.
b. empêche un changement évolutif.
c. conduit toujours à l'évolution de nouvelles espèces.
d. est appelé dérive génétique.

4. La ressemblance entre deux organismes peut résulter du fait qu'ils dérivent du même ancêtre. Les structures qui partagent un même ancêtre sont dites
   a. homologues.
   b. analogues.
   c. convergentes.
   d. adaptatives.
5. Il y a des millions d'années deux populations d'une espèce furent séparées suite à la dérive de deux continents. Les membres de ces deux populations s'adaptèrent aux environnements différents et elles sont actuellement très différentes l'une de l'autre et classées comme espèces distinctes.
   Expliquer comment des barrières géographiques de ce type peuvent rendre compte de l'évolution des groupes d'animaux est le travail des
   a. paléontologistes.
   b. biologistes moléculaires.
   c. anatomistes comparatifs.
   d. biogéographes.

## Questions d'analyse et d'application

1. Proposez une hypothèse et décrivez un test « d'héritage des caractères acquis » puis définissez la signification du terme « théorie » dans la théorie de l'évolution par sélection naturelle.
2. Précisez les implications de l'héritage des caractères acquis dans les conceptions modernes sur la façon dont les gènes fonctionnent.
3. Comment pouvez-vous expliquer la présence de ruptures (de discontinuités) dans les séries de fossiles ? Pensez-vous en trouver plus facilement dans les séries fossiles de rongeurs, de poissons, de mollusques ou de vers segmentés ? Expliquez votre réponse.
4. Pourquoi la stipulation d'« environnement spécifique » est-elle incluse dans la définition de l'adaptation ?
5. Imaginez que vous puissiez remonter dans le temps et que vous rencontriez simultanément Charles Darwin et Gregor Mendel. Construisez un dialogue dans lequel vous expliquez à chacun d'eux l'effet de sa théorie sur les idées de l'autre et l'effet de leurs théories sur la biologie moderne. Inclure leurs réponses et questions dans le dialogue.

# 5

# Évolution et fréquences des gènes



## Plan du chapitre



La sélection naturelle peut être envisagée comme opérant selon deux voies qui sont des perspectives importantes pour l'évolution. Une voie (voir Chapitre 4) l'appréhende à l'échelle des caractéristiques exprimées par des animaux pris individuellement. Quand une population d'oiseaux acquiert une adaptation à travers la sélection naturelle afin de permettre à ses membres de se nourrir plus efficacement de papillons, le trait est décrit en tant que caractéristique physique (exemple, la forme du bec) ou comportementale héritée. Cette façon de considérer la sélection naturelle reconnaît qu'elle doit agir à l'échelle des organismes vivants.

L'organisme, toutefois, doit être vu comme un vecteur de gènes, dont l'expression conditionne son phénotype. Ce chapitre traite cet aspect et décrit la façon dont la sélection opère à l'échelle des gènes. Oiseaux et papillons ne sont pas permanents ; ils meurent. Les gènes qu'ils portent sont potentiellement immortels. Le résultat de la sélection naturelle (et de l'évolution en général) est reflété dans le comportement des allèles spécifiques, communs ou rares dans un groupe d'animaux qui sont interféconds et par conséquent partagent des gènes.

## 5.1 Populations et pools de gènes

### Compétences à acquérir

1. Relier le concept de pool de gènes à la population des animaux.
2. Expliquer pourquoi différents individus d'une population sont génétiquement différents les uns des autres.

Les individus, considérés isolément, n'évoluent pas. L'évolution requiert que les changements génétiques soient transmis d'une génération à une autre dans de larges groupes d'animaux appelés populations. Les **populations** sont des groupes d'animaux d'une même espèce qui occupent une aire donnée au même moment et qui partagent un lot commun de gènes. Mises à part des différences exceptionnelles entre mâles et femelles, les individus d'une population ont le même nombre et les mêmes types de gènes. Un « type » de gène peut être un gène qui code pour un trait de caractère donné, par exemple la longueur du cheveu ou la couleur du pelage des mammifères. Les différences dans une population portent sur la variété de chacun des traits, par exemple le pelage roux ou blanc chez les mammifères. Comme cela a été décrit dans le Chapitre 3, cette variété a pour origine des variations dans les gènes qui occupent un locus donné sur les chromosomes. On rappelle que les formes différentes d'un gène donné à chaque locus sont appelées des allèles. Une population peut être caractérisée par la fréquence des allèles d'un trait de caractère donné c'est-à-dire par l'abondance d'un allèle particulier par rapport à la somme de tous les allèles du locus considéré. La somme de tous les allèles pour tous les traits dans une population à reproduction sexuée est un pool de ressources héréditaires pour cette population et est appelée le **pool de gènes**.

La variété entre les individus d'une population tient à la diversité des combinaisons alléliques possibles à chaque locus. Quelques-unes des sources à l'origine de cette variété ont été discutées dans le Chapitre 3. Ces sources comprennent (1) l'assortiment indépendant des chromosomes qui entraîne une distribution aléatoire des chromosomes dans les gamètes, (2) le crossing-over avec échanges d'allèles entre chromosomes homologues, et (3) la fécondation réussie d'un œuf par un spermatozoïde. Les variations peuvent également

résulter de (4) réarrangements dans le nombre et la structure des chromosomes et (5) de mutations dans les allèles existants. Les mutations sont la seule source de nouveaux allèles ce qui va être discuté en détail plus loin dans ce chapitre. Ce chapitre décrit aussi comment une variation génétique peut conférer un avantage aux individus, conduisant à la sélection naturelle. Il décrit aussi comment d'autres variations peuvent devenir communes ou être perdues dans les populations même si elles n'entraînent pas davantage particulier ou de désavantage.

Le potentiel de variation génétique au sein des individus d'une population est théoriquement illimité. Quand les générations d'individus d'une population accomplissent la reproduction sexuée, il y a un échange permanent d'allèles. Les échanges d'allèles et l'interaction des phénotypes qui en résultent avec l'environnement a l'une des deux conséquences suivantes pour la population. Soit les fréquences relatives des allèles changent au fil des générations, soit elles ne changent pas. Dans le premier cas l'évolution est intervenue. Dans le Chapitre 4, un changement dans les fréquences relatives de gènes d'une population à travers les générations successives a été défini comme microévolution. Dans les sections suivantes de ce chapitre, les circonstances qui favorisent la microévolution sont discutées dans le détail.

### Synthèse de la section 5.1

L'évolution se déroule au sein des populations. La somme de tous les allèles d'une population constitue le pool génétique et représente l'ensemble de ressources génétiques dont dispose la population. La variété entre les individus des populations résulte des processus cellulaires de la méiose et de la fécondation au hasard.

***En vous fondant sur ce que vous savez de la sélection naturelle, pourquoi l'évolution doit-elle intervenir dans des groupes d'individus de la même espèce et sur plusieurs générations (c'est-à-dire au sein des populations).***

## 5.2 L'évolution se produit-elle obligatoirement?

### Compétence à acquérir

1. Justifier l'affirmation selon laquelle « la plupart des populations sont en cours d'évolution »

L'évolution est centrale en biologie mais l'évolution se déroule-t-elle toujours dans une population particulière ? Parfois sa vitesse est lente, d'autres fois elle est rapide. Mais y-a-t-il des moments où elle n'a pas lieu du tout ? La réponse à cette question se trouve dans les théories de **la génétique des populations**, l'étude des évènements qui interviennent dans les pools de gènes.

### Le théorème de Hardy-Weinberg

En 1908, le mathématicien Anglais Godfrey H. Hardy et le physicien Allemand Wilhelm Weinberg trouvèrent indépendamment un modèle mathématique décrivant ce que devenait au cours du temps la fréquence relative des allèles dans une population se reproduisant sexuellement. L'ensemble de leurs idées fut connu sous le nom de **théorème de Hardy-Weinberg**. Ce théorème établit que les échanges d'allèles à la méiose et les recombinaisons qui en découlent n'altèrent pas les fréquences des allèles dans les générations futures, si certaines circonstances sont rencontrées. En d'autres termes, dans certaines conditions, l'évolution ne peut avoir lieu car les fréquences alléliques ne changent pas de génération en génération (N.d.T. ne modifie pas la composition génétique globale de la population) même si les mélanges d'allèles spécifiques dans les individus peuvent varier (N.d.T. variabilité individuelle).

Les conditions du théorème de Hardy-Weinberg sont les suivantes :

1. La population doit être de taille importante. Ceci exclut un changement de la fréquence génique du au seul hasard.
2. Les individus ne peuvent pas migrer à l'intérieur ou hors de la population. La migration peut introduire de nouveaux allèles, ajouter ou supprimer des copies d'allèles existants.
3. Pas de mutations. Dans le cas contraire, un équilibre mutationnel doit exister. Il y a équilibre mutationnel quand la mutation d'un allèle sauvage est contrebalancée par la mutation d'une forme mutée et son retour à l'état sauvage. Il n'y a pas alors de nouveaux allèles introduits.
4. La reproduction sexuée dans la population s'effectue au hasard. Chaque individu a la même chance de s'accoupler avec n'importe quel autre individu de la population (N.d.T. population panmictique ou panmixie). Si cette condition n'est pas remplie, la reproduction de certains individus est favorisée par rapport à celle d'autres et la sélection naturelle peut intervenir.

Ces conditions sont remplies lorsque les fréquences alléliques ne changent pas, donc si l'évolution n'intervient pas. Elles sont restrictives et, en fait, ne se rencontrent que rarement dans les populations. Cela signifie donc que la plupart des populations sont en cours d'évolution. Le théorème de Hardy-Weinberg, toutefois, propose un cadre théorique utile pour examiner les changements dans les fréquences alléliques des populations.

La section qui suit explique comment le changement microévolutif intervient lorsque les conditions précédemment énumérées ne sont pas remplies.

### Synthèse de la section 5.2

La génétique des populations est l'étude des évènements génétiques dans les pools de gènes. Quand les fréquences des allèles changent dans les populations, l'évolution est en marche. Le théorème de Hardy-Weinberg décrit quatre conditions très restrictives qui doivent être simultanément présentes pour que l'évolution ne se déroule pas dans une population. La nature contraignante de ces conditions explique que la plupart des populations sont en cours d'évolution.

***Pourquoi est-il exact de dire que l'évolution ne peut pas intervenir dans toutes les populations mais que la plupart d'entre elles sont en cours d'évolution ?***

## 5.3 Les mécanismes évolutifs

### Compétences à acquérir

1. Expliquer les quatre mécanismes de changement évolutif.
2. Comparer les processus de la sélection directionnelle et de la sélection disruptive.

L'évolution n'est ni une force créatrice travaillant pour le progrès ni une force du mal sacrifiant les individus pour la sauvegarde du groupe. Elle n'est ni morale ni immorale. Elle n'a ni un but ni l'esprit de concevoir un but. Une telle pensée orientée vers un but est qualifiée de téléologique. L'évolution est simplement le résultat de quelques individus survivant dans une population et étant plus aptes à se reproduire que les autres, entraînant des changements dans les fréquences alléliques. Cette section présente quelques situations dans lesquelles les conditions de l'équilibre de Hardy-Weinberg ne sont pas réalisées, situations dans lesquelles les fréquences alléliques changent d'une génération à la suivante et l'évolution se produit.

## Taille de la population, dérive génétique et évolution neutre

La chance joue parfois un rôle important dans la perpétuation des gènes dans une population, et plus réduite est la population, plus le facteur chance peut être significatif. Des circonstances fortuites comme le hasard de la rencontre entre des individus reproducteurs favorisent la reproduction. Certains traits d'une population survivent non parce qu'ils sont porteurs d'une aptitude supérieure mais parce qu'ils sont présents dans des gamètes impliqués dans la fécondation. Ces évènements de chance qui influencent les fréquences des allèles dans les populations conduisent à la **dérive génétique**. Parce que les fréquences alléliques changent indépendamment de la sélection naturelle, la dérive génétique est souvent appelée **évolution neutre**.

Le processus de dérive génétique est analogue à un jeté de pièces de monnaie. La probabilité pour avoir un côté pile ou un côté face est égale. Le rapport 50:50 de piles et de faces est d'autant plus vraisemblable que le nombre de jetés est élevé. Si le nombre est de 10 seulement, par exemple, le rapport est disproportionné et peut être de 7 piles et 3 faces. De la même façon, la chance pour que l'un ou l'autre des deux allèles également adaptatifs soit incorporé dans un gamète et éventuellement dans un individu de seconde génération est équivalente. L'échantillonnage des gamètes dans une petite population doit montrer des proportions inhabituelles d'allèles dans chaque génération de gamètes parce que les évènements de la méiose, comme les lancers de pièces, sont aléatoires. Partant du fait que les deux allèles ont la même aptitude, ces proportions inhabituelles se reflètent dans les génotypes de la génération qui suit. Ces évènements de chance liés au hasard peuvent entraîner une augmentation ou une diminution particulière de la fréquence des allèles (Figure 5.1). Dans les petites populations la consanguinité est également fréquente. La dérive génétique et la consanguinité réduisent la variation génétique dans une population.

Si une mutation introduit un nouvel allèle dans une population et si cet allèle n'est ni plus ni moins adaptatif que les allèles existants, la dérive génétique peut lui permettre de se fixer dans la population ou d'être perdu. L'intervention vraisemblable de la dérive génétique dans les populations réduites suggèrent qu'elles ne sont pas en équilibre de Hardy-Weinberg et que l'évolution peut avoir lieu.

Deux cas particuliers de dérive génétique ont influencé la composition génétique de quelques populations. Quand quelques individus d'une population parentale colonisent de nouveaux habitats, ils transportent rarement les allèles avec la même fréquence que les allèles du pool génétique dont ils proviennent. La colonie que forment ses individus fondateurs a généralement une composition génétique distincte avec une variation plus faible que la population d'origine, de plus grande taille. Cette forme de dérive génétique porte le nom d'**effet fondateur**.

| | Perte de diversité génétique par dérive génétique |
|---|---|
| Génération parentale | AA Aa Aa aa |
| | |
| Gamètes parentaux | 4/8 A A A A<br>4/8 a a a a |
| | Chance de sélection de 8 gamètes ↓ |
| Génération $F_1$ | Aa Aa aa aa |
| Gamètes $F_1$ | 2/8 A A<br>6/8 a a a a a a |
| | Chance de sélection de 8 gamètes ↓ |
| Gamètes $F_2$ | Aa aa aa aa |
| Gamètes $F_2$ | 1/8 A<br>7/8 a a a a a a a |

**FIGURE 5.1**

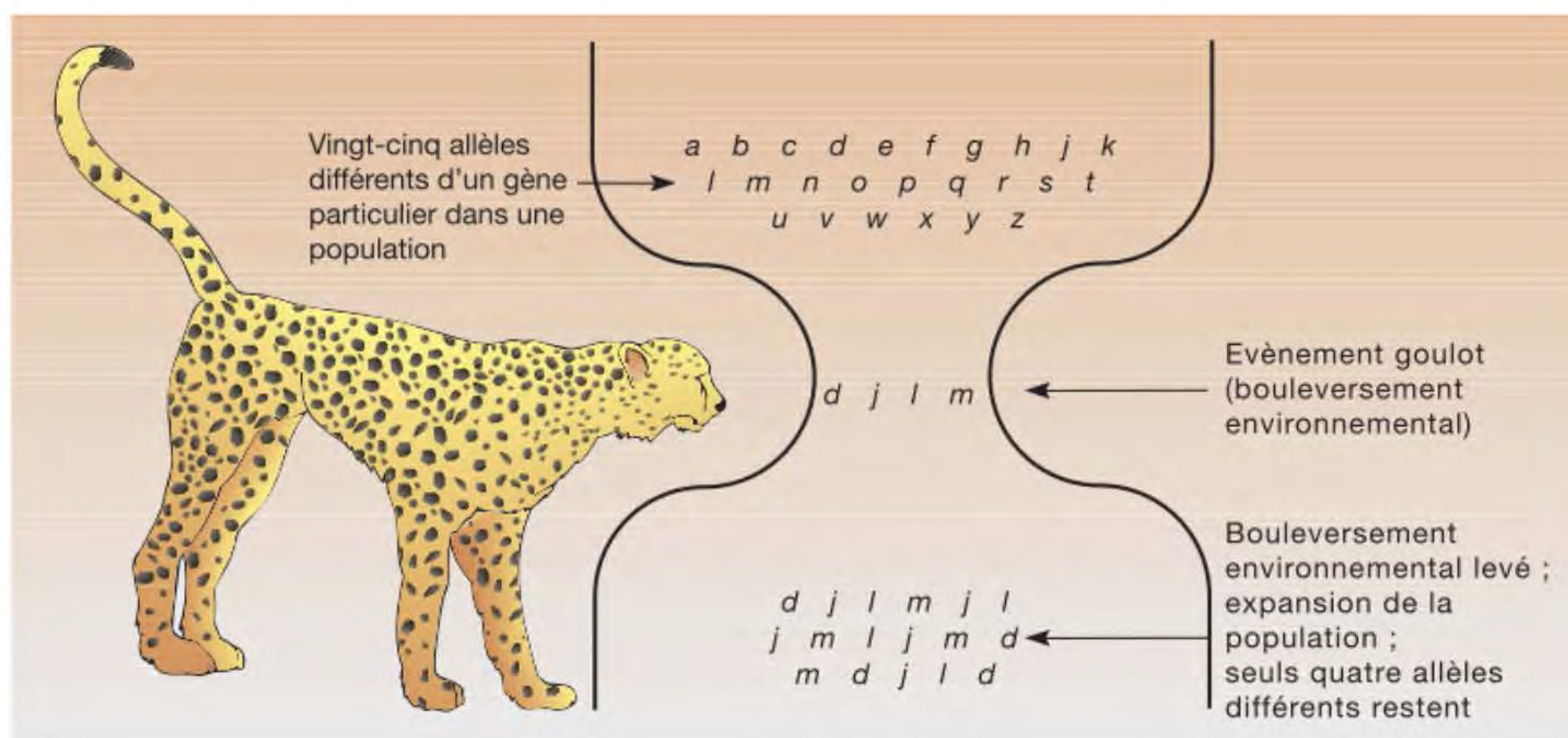
**Dérive génétique.** La perte de la diversité génétique peut être une conséquence de la dérive génétique. On part du principe que les allèles a et A sont également adaptatifs. L'allèle a pourrait être plus souvent incorporé dans les gamètes que A ou pourrait être plus fréquemment impliqué dans les fécondations. Dans les deux cas, la fréquence de a augmente alors que celle de A diminue en raison des évènements aléatoires qui opèrent au niveau des gamètes.

Un effet fondateur souvent cité concerne les Dunkers de l'est de la Pensylvanie. Ils ont émigré d'Allemagne vers les Etats-Unis au début du XVIII[ème] siècle, et pour des raisons religieuses, se sont mariés entre eux et jamais hors de leur secte. L'analyse de certains caractères (par exemple les groupes sanguins ABO) de leur population révèle des fréquences de gènes très différentes de celles des populations de Dunkers Allemands. Ces différences sont dues à l'absence de certains allèles dans les individus qui ont fondé la population originelle des Dunkers de Pensylvanie.

Un effet similaire intervient quand le nombre d'individus d'une population chute dramatiquement. Par exemple, les populations de guépards de l'est et du sud-africain sont en danger. Leurs populations décimées ont une diversité génétique réduite au point que, même si leur taille était restaurée elles n'auraient qu'un reste du pool génique originel. Cette forme de dérive génétique porte le nom d'**effet goulot** (Figure 5.2). Un exemple comparable est celui



(a)




(b)

**FIGURE 5.2**

**Effet goulot.** (*a*) Les activités humaines ont mis en danger les guépards (*Actinonyx jubatus*) d'Afrique du Sud et de l'Est. (*b*) Une réduction sévère de la population originelle a causé un effet goulot. Malgré une restauration de la taille de la population la diversité génétique a été significativement réduite.

de l'éléphant de mer boréal (*Mirounga angustirostris*), qui a été chassé jusqu'à presque extinction jusqu'à la fin du XIX$^{ème}$ siècle pour sa graisse à partir de laquelle était fabriquée une huile très prisée (Figure 5.3). La population a été réduite à 100 individus environ. Parce que les mâles entraient en compétition pour leurs droits à la reproduction, peu d'entre eux passaient leurs gènes à la génération suivante. C'est une espèce protégée depuis la législation de 1992 et actuellement la population est de l'ordre de 100 000 individus. Malgré ce nombre relativement important, la variabilité génétique est très faible. Une étude a montré l'absence de variation sur 24 loci codant pour des protéines.

Les conséquences de l'effet goulot sont controversées. L'interprétation traditionnelle est que la chute de la diversité génétique rend les populations moins résistantes au stress environnemental et plus susceptibles à l'extinction. Cela signifie qu'une population qui a une forte diversité génétique doit vraisemblablement renfermer quelques individus porteurs d'une combinaison de gènes qui leur permet de résister aux changements de l'environnement (voir *Alerte à la vie sauvage*, Chapitre 3). Dans le cas des guépards, il semble actuellement évident que les problèmes auxquels ils doivent faire face sont le résultat de la prédation exercée par les lions et les hyènes tachetées sur les petits plus qu'une faible diversité génétique. La plupart des biologistes de l'évolution, toutefois, sont d'accord pour admettre, qu'avec le temps, une diversité génétique élevée rend l'extinction moins vraisemblable.

## Flux génique

Le théorème de Hardy-Weinberg admet qu'aucun individu en provenance de l'extérieur (immigration) n'entre dans la population et qu'aucun individu ne la quitte (émigration). Immigration et émigration modifient l'équilibre de Hardy-Weinberg et entraînent des changements dans la fréquence allélique (évolution). Les changements dans la fréquence relative des allèles occasionnés par la migration des individus portent le nom de **flux génique**. Quelques populations naturelles n'ont pas de flux génique significatif mais la plupart en ont.

Les effets du flux génique diffèrent en fonction des circonstances. L'échange d'allèles entre une population insulaire et une population continentale voisine, par exemple, peut modifier la



**FIGURE 5.3**

**Effet goulot.** L'éléphant de mer boréal (*Mirounga angustirostris*) vit le long de la côte ouest de l'Amérique du Nord, de l'Alaska à Baja, California. Son nom fait référence au proboscis volumineux du mâle qu'il utilise pour produire des vocalises bruyantes durant la reproduction dans le sud de la Californie et à Baja. Le poids des mâles est de 1 800 kg, celui des femelles 650 kg. Cette photographie d'un mâle et d'un groupe de femelles a été prise sur l'île San Benito, Baja, Mexique. Les mâles entrent en compétition pendant la période de reproduction pour le choix des femelles et un mâle peut gagner le droit de s'accoupler avec plus de cinquante femelles. L'éléphant des mers a été abusivement chassé vers la fin des années 1800. Bien que leur nombre soit actuellement en augmentation, la diversité génétique est très basse.

composition génétique des deux populations. Si le flux perdure et s'effectue dans les deux directions, les deux populations deviennent similaires. L'absence de flux génique ne favorise pas les échanges entre populations. Par exemple, beaucoup de faits suggèrent de façon évidente que les éléphants d'Afrique appartiennent à deux espèces. Les éléphants des forêts d'Afrique tropicale comparés à ceux des savanes (Figure 5.4) sont plus petits, ont des défenses plus fines et plus rectilignes et ont une morphologie crânienne différente. Les analyses moléculaires révèlent des différences génétiques marquées entre les deux groupes. Le manque de flux génique entre eux a aidé au maintien de fréquences alléliques uniques à l'intérieur de chacun des deux groupes.

## Mutation

Les mutations sont des changements dans la structure des gènes et des chromosomes (voir Chapitre 3). Le théorème de Hardy-Weinberg assume que les mutations n'interviennent pas ou qu'un équilibre mutationnel existe. Les mutations, toutefois, sont un fait réel de vie. De façon plus importante, elles sont à l'origine de nouveaux allèles et constituent une source de variation qui peut être adaptative pour un animal. La mutation s'oppose à la perte de matériel génétique par sélection naturelle ou dérive génétique, et augmente la probabilité de variations qui permettent à quelques individus de survivre face à de futurs chocs environnementaux. Les mutations rendent l'extinction moins vraisemblable.

Les mutations sont des évènements aléatoires dont la probabilité n'est pas affectée par leur utilité. Les organismes ne peuvent pas filtrer les changements génétiques nuisibles de ceux qui sont avantageux avant qu'ils n'interviennent.

Les effets des mutations varient énormément. Les mutations neutres ne sont ni délétères ni avantageuses pour l'organisme. Elles peuvent intervenir dans des régions de l'ADN qui ne codent pas pour des protéines. D'autres interviennent dans de telles régions et peuvent entraîner des changements dans la structure de la protéine, mais ils sont mineurs et ne retentissent pas sur la fonction. Les mutations qui affectent la fonction des protéines sont plus généralement nuisibles que bénéfiques. Cela tient à ce qu'un changement aléatoire dans une protéine établie bouleverse des millions d'années de sélection naturelle intervenue au cours de son évolution. Les mutations dans l'ADN qui est incorporé dans un gamète ont le potentiel d'affecter la fonction de chacune des cellules de l'organisme de la génération suivante. Ces mutations influencent donc préférentiellement l'évolution d'un groupe d'organismes.

L'équilibre mutationnel s'établit quand la mutation d'un allèle sauvage est contrebalancée par la mutation inverse. La fréquence allélique est inchangée, exactement comme s'il n'y avait pas eu de mutation. L'équilibre mutationnel, toutefois, est rare. **La pression de mutation** est une mesure de la tendance à un changement des fréquences alléliques à travers les mutations.

## La sélection naturelle ré-examinée

La théorie de la sélection naturelle demeure prééminente dans la biologie moderne. La sélection naturelle intervient chaque fois que des phénotypes ont plus de succès que d'autres à se retrouver dans la descendance. La tendance qu'a la sélection d'intervenir – et l'équilibre de Hardy-Weinberg d'être rompu – est la **pression de sélection**. Bien que simple dans son principe, la sélection naturelle est diverse dans ses manifestations.


(a)


(b)

**FIGURE 5.4**

**Le flux génique et les éléphants africains.** Les éléphants d'Afrique ont été considérés comme membres d'une seule espèce, *Loxodonta africana*. Des différences dans la morphologie et dans les habitats ont conduit à décrire deux sous-espèces : (*a*) *L. africana africana* (sous-espèce des savanes) et (b) *L. africana cyclotis* (sous-espèce de la forêt tropicale). Des preuves apportées par les études moléculaires indiquent que le flux génique entre les deux groupes est faible et suggère qu'elles devraient être considérées comme des espèces séparées : *L. africana et L. cyclotis*.

## Modes de sélection

Pour certains traits de caractère, beaucoup de populations ont une série de phénotypes, qui se répartissent selon une courbe en forme de cloche qui montre que les phénotypes extrêmes sont moins communs que les phénotypes intermédiaires. La sélection naturelle peut affecter la série des phénotypes selon trois voies.

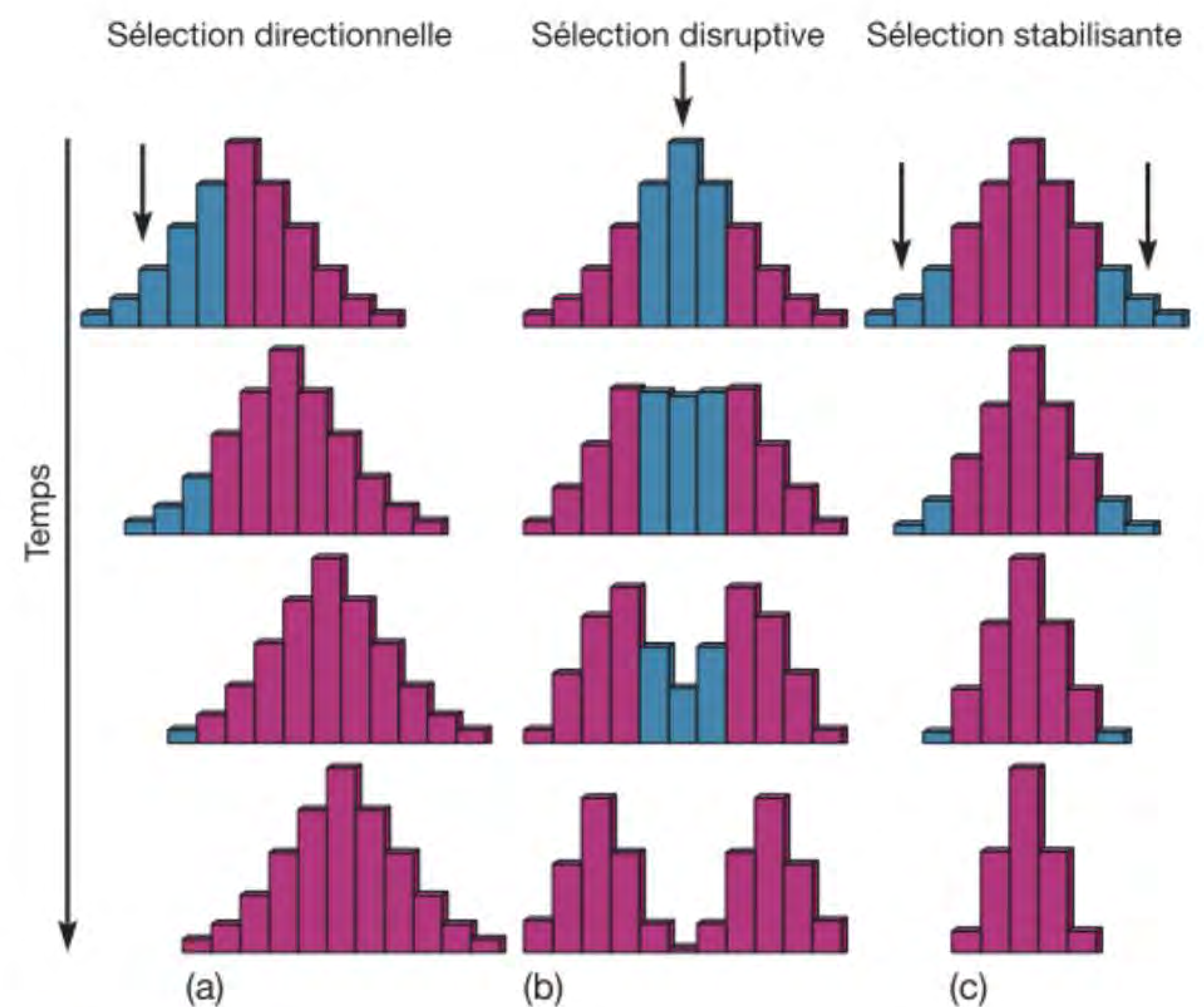



**FIGURE 5.5**

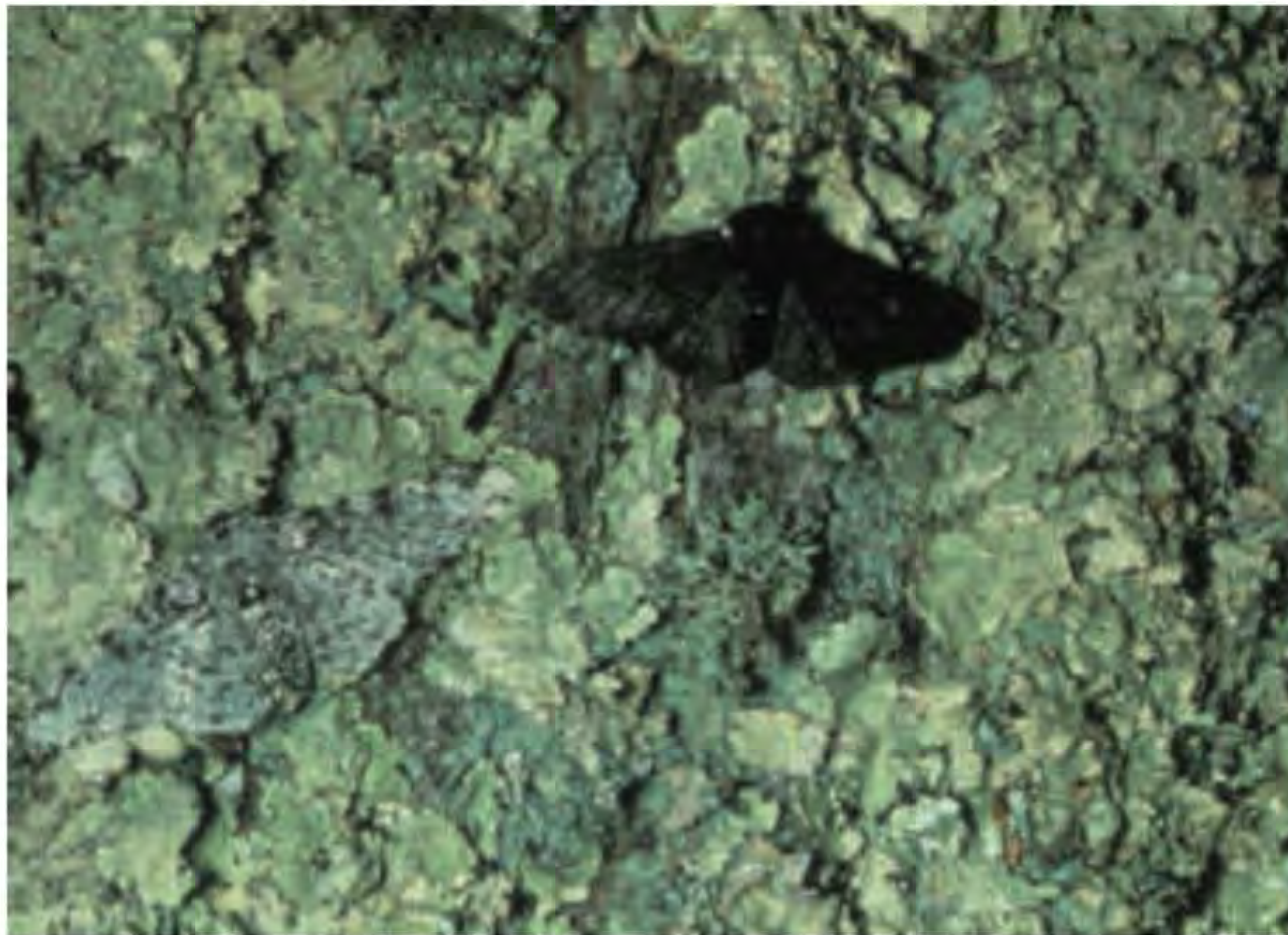
**Modes de sélection.** (*a*) La sélection directionnelle a lieu lorsque les individus d'un phénotype extrême sont contre-sélectionnés. La distribution phénotypique est renversée, en faveur du phénotype avantageux. (*b*) Dans la sélection disruptive (ou diversifiante) c'est le phénotype intermédiaire qui est contre-sélectionné. Elle produit des sous-populations distinctes. (*c*) On parle de sélection stabilisante quand les individus des deux phénotypes extrêmes sont contre-sélectionnés. La série se rétrécit par perte de ses deux extrémités. La flèche indique le ou les phénotypes contre-sélectionnés. L'axe des *x* de chaque graphe correspond à la série de phénotypes pour le trait en question.

La **sélection directionnelle** intervient quand les individus exprimant un phénotype extrême sont désavantagés comparés à tous les autres individus de la population (Figure 5.5*a*). En réponse à ce type de sélection, le gène(s) délétère a une fréquence qui décroît alors que celle de tous les autres augmente. La sélection directionnelle peut intervenir quand une mutation met en place un nouveau gène ou quand l'environnement change pour contre-sélectionner un phénotype existant.

Le mélanisme industriel est un exemple classique de sélection directionnelle, qui est intervenu en Angleterre au cours de la Révolution Industrielle. Les archives de musée et les expériences documentent la façon dont les changements de l'environnement ont affecté la contre-sélection d'un phénotype de la phalène du bouleau *Biston betularia*.

Au début des années 1800 une forme grise constituait près de 99 % de la population de ce papillon. Cette forme prédomine encore dans le nord de l'Angleterre, non industriel et en Écosse. Dans les régions industrielles de l'Angleterre, une forme noire l'a remplacée sur une période d'environ 50 ans. Dans ces régions, la forme grise ne représentait plus que 5 % de la population alors que la forme noire dominait à 95 %. Le phénotype gris, initialement avantageux, était devenu délétère.

La nature de la pression de sélection fut comprise quand les chercheurs découvrirent que les oiseaux avaient pour proies privilégiées les papillons qui demeuraient sur un substrat contrasté. Avant la révolution industrielle les papillons gris se confondaient avec l'écorce des arbres sur lesquels ils restaient. Les formes noires contrastaient avec l'écorce plus claire recouverte de lichens et étaient facilement repérées par les oiseaux (Figure 5.6*a*). Au début


(a)


(b)

**FIGURE 5.6**

**Sélection directionnelle de la phalène du bouleau *Biston betularia*.** Chaque photo montre deux formes du papillon : noire et grise. (*a*) Avant la révolution industrielle, les oiseaux prédateurs s'attaquaient à la forme noire et la forme grise était protégée. (*b*) Dans les régions industrielles après la révolution industrielle, le sens de la sélection est renversé parce que la pollution tuait les lichens qui recouvraient l'écorce des arbres sur laquelle séjournaient les papillons. Noter que la forme grise est nettement visible alors que la forme noire ne l'est pratiquement pas.

de la Révolution Industrielle, toutefois, les usines utilisaient du charbon gras et rejetaient de la suie et d'autres polluants dans l'air. La suie recouvrait les troncs des arbres et tuait les lichens sur lesquels se posaient les papillons. Les oiseaux prédateurs pouvaient alors facilement attaquaient les formes grises, visibles alors que les formes noires étaient camouflées (Figure 5.6*b*).

Dans les années 1950, le Parlement Britannique prit des mesures contre la pollution de l'air, qui réduisirent la suie dans l'atmosphère. Comme prévu, la fréquence de la forme grise présenta une petite mais significative augmentation.

Une autre forme de sélection naturelle met en jeu des circonstances qui contre-sélectionnent les individus de phénotype intermédiaire (Figure 5.5*b*). La **sélection disruptive** ou **sélection diversifiante** produit des sous-populations distinctes. Un exemple intéressant de sélection disruptive illustre aussi une autre forme de sélection, la sélection sexuelle. La **sélection sexuelle** se produit quand les individus ne participent pas aux accouplements et à la fécondation avec le même succès. Cela résulte souvent de l'évolution des structures utilisées par les mâles pour se combattre, comme les bois ou les cornes, ou les ornementations utilisées pour attirer les individus de sexe opposé, comme les plumes caudales très colorées du paon. Certains considèrent la sélection sexuelle comme une forme de sélection naturelle, d'autres non et la traitent séparément.

Le poisson aspirant (*Porichthys notatus*) habite à une profondeur de 400 mètres le long de la côte pacifique de l'Amérique du Nord. Le nom fait référence à des rangées de photophores bioluminescents qui rappellent les rangées de boutons de l'uniforme de l'officier de marine. Les mâles se déplacent vers les eaux plus superficielles pour la reproduction. Le mâle établit un nid dans les crevasses des rochers, attire une femelle et prend soin des jeunes après éclosion des œufs. Les mâles appartiennent à deux types morphologiques, I et II. Les mâles de type I ont une morphologie exagérée qui résulte vraisemblablement d'une sélection sexuelle. Leur tête, de grande taille avec bouche élargie (Figure 5.7) est utilisée dans la défense des territoires et des nids sous les rochers. La musculature acoustique très développée est à l'origine de vocalises bruyantes par lesquelles ils courtisent les femelles et qui sont entendues par les canotiers et les batteurs de grève. Des vocalises agressives sont émises pour éloigner les autres mâles. Les mâles les plus grands sont les mieux armés pour construire de grands nids et prendre soin plus longtemps de la progéniture. Les mâles de type II sont plus petits, de couleur terne et



**FIGURE 5.7**

**Sélection disruptive.** Les mâles du poisson aspirant (*Porichthys notatus*) ont deux morphologies différentes. Les mâles de type I (au centre) ont une tête et une bouche de taille exagérée, qu'ils utilisent pour la défense des territoires et des nids vis-à-vis d'autres mâles. Les mâles de type II (à gauche) n'ont pas ces traits exagérés et ressemblent à des femelles (à droite).Ces mâles « profiteurs » sont tolérés près des nids des mâles de type I et tentent de féconder les œufs déposés par les femelles en se précipitant dans le nid durant la ponte. La sélection disruptive a maintenu ces deux types morphologiques de mâles dans les populations de poissons aspirants.

ressemblent à des femelles. Ils sont parfois appelés « voleurs » ou « profiteurs » (voir Figure 5.7) car ils se précipitent dans les nids et fécondent les œufs sans avoir à investir temps et énergie dans la construction, la défense et l'attraction pour l'accouplement. La morphologie de type II n'est pas véritablement reconnue par les mâles de type I comme un trait valorisant pour la reproduction. Les mâles de type II sont tolérés près des nids ce qui assure le succès de leur stratégie de « profiteur ». La sélection disruptive maintient la morphologie de type II en raison des économies d'énergie qu'elle favorise. Elle maintient également la morphologie de type I seule capable d'établir territoires et nids, de se défendre vis-à-vis des autres mâles de type I et d'attirer les femelles.

Quand les deux phénotypes extrêmes sont délétés, un troisième type de sélection naturelle intervient et réduit la série ; c'est la **sélection stabilisante** (Figure 5.5*c*). Elle se produit lorsque l'environnement reste constant pendant de longues périodes et favorise les gènes qui ont permis cette adaptation à long terme plutôt que les phénotypes issus de variations ou de combinaisons nouvelles surtout si elles se situent aux limites extrêmes de la série.

La limule (crabe fer à cheval), qui vit le long de la côte Atlantique des États-Unis (voir Figure 14.8), en offre un bon exemple. La comparaison entre les formes fossiles et les formes actuelles vivantes montre que la forme du corps a peu changé en 200 millions d'années environ. Apparemment, la combinaison des caractéristiques que présente ce groupe d'animaux, est adaptée à l'environnement.

### *La controverse neutraliste / sélectionniste*

La plupart des biologistes reconnaissent que la sélection naturelle et l'évolution neutre interviennent simultanément mais elles peuvent ne pas être d'égale importance en fonction des circonstances. Par exemple, durant de longues périodes pendant lesquelles les environnements demeurent constants et que la sélection stabilisante s'exerce sur les phénotypes, l'évolution neutre peut s'opérer au niveau moléculaire. Certains gènes peuvent apparaître aléatoirement dans une population. Occasionnellement, toutefois, l'environnement change et la sélection directionnelle ou la sélection disruptive commence à opérer et provoque, souvent rapidement, des modifications dans la fréquence génique.

L'importance relative de l'évolution neutre et de la sélection naturelle dans les populations naturelles est discutée et donne un exemple des types de débats auxquels se livrent les évolutionnistes. Ces débats concernent les mécanismes de l'évolution et sont les fondements de la science. Ils conduisent à des expérimentations qui devraient déboucher sur une compréhension plus claire de l'évolution.

## Polymorphisme balancé et supériorité de l'hétérozygote

Le polymorphisme apparaît dans une population quand deux ou plus de deux formes distinctes existent sans être séparées par une série de phénotypes. Le **polymorphisme balancé** (Gr. *poly*, beaucoup + *morphe*, forme) est la situation dans laquelle différents phénotypes sont maintenus à des fréquences relativement stables dans la population laquelle ressemble à une population sur laquelle s'exerce une sélection disruptive.

L'anémie falciforme a pour origine un changement dans la structure de la molécule d'hémoglobine. Quelques hématies des personnes atteintes sont déformées ce qui réduit leur capacité à transporter l'oxygène. À l'état hétérozygote, les quantités de cellules normales et de cellules déformées en faucilles sont à peu près équivalentes. Les hétérozygotes sont présents dans certaines populations africaines à la fréquence élevée de 0,4. Le maintien des hétérozygotes et des deux génotypes homozygotes à des fréquences relativement inchangées est un exemple de polymorphisme balancé.

Pourquoi la sélection naturelle n'a-t-elle pas éliminé un allèle apparemment délétère ? Cet allèle est plus commun dans les régions d'Afrique où sévit le parasite de la malaria *Plasmodium falciparum*. Le parasite est transmis par les moustiques et son cycle de vie comprend une phase d'invasion des globules rouges et des cellules du foie (voir Figure 8.14). Les symptômes de la maladie comprennent des accès de frissons et de fièvre et cette maladie reste l'une des plus meurtrières. Les hétérozygotes sont plus résistants à l'infection ; s'ils sont infectés, les symptômes présentés sont moins sévères que chez les homozygotes dépourvus de cellules en faucilles. Les individus homozygotes pour l'allèle normal sont désavantagés parce qu'ils manifestent des symptômes plus forts, et les individus homozygotes pour l'allèle délétère sont désavantagés car ils souffrent d'une anémie plus sévère causée par les cellules déformées. Les hétérozygotes, qui normalement ne présentent pas les symptômes de l'anémie survivent mieux que chacun des homozygotes. Ce système offre également un exemple de la supériorité de l'hétérozygote – quand l'hétérozygote est plus en forme que les homozygotes. La supériorité de l'hétérozygote peut conduire au polymorphisme balancé car la perpétuation des allèles dans la condition hétérozygote maintient les deux allèles à une fréquence plus élevée que celle prévue si la sélection naturelle agissait seulement sur les phénotypes homozygotes.

Les processus qui modifient les fréquences alléliques relatives dans les populations peuvent, à l'échelle des périodes de temps géologiques (mesurées en milliers d'années), entraîner la formation de nouvelles espèces. Les espèces peuvent rapidement disparaître quand des évènements climatiques et géologiques provoquent de brusques changements de l'environnement. La formation de nouvelles espèces et l'extinction des espèces définissent la macroévolution comme il a été mentionné dans le Chapitre 4. Bien que la formation de nouvelles espèces soit difficile à observer directement, en raison du temps qu'elle exige, les preuves de son évidence présentées dans le Chapitre 4 ont convaincu la grande majorité des scientifiques. La suite de ce chapitre s'intéresse au changement macroévolutif.

### Synthèse de la section 5.3

L'évolution se produit parce que les fréquences alléliques changent dans une population. Ces changements sont le résultat d'évènements aléatoires dans les petites populations, la migration d'individus dans ou hors d'une population, la mutation, la sélection naturelle. La sélection directionnelle s'exerce contre un phénotype extrême dans une population. La sélection disruptive s'exerce contre le phénotype intermédiaire et la sélection stabilisante contre les deux phénotypes extrêmes dans une série.

***Les biologistes de la conservation tentent de préserver la diversité génétique à l'intérieur des populations. Quel(s) mécanisme(s) évolutif(s) parmi les quatre décrits dans cette section, a/ont le potentiel d'augmenter la diversité génétique des populations ? En quoi cela est-il révélateur du challenge auquel les biologistes de la conservation sont confrontés ?***

## 5.4 Espèces et spéciation

### Compétences à acquérir

1. Expliquer pourquoi il est difficile de définir une espèce.
2. Comparer les mécanismes d'isolement impliqués dans chacune des trois formes de spéciation.

Les taxonomistes classent les organismes en fonction de leurs similarités et de leurs différences (*voir Chapitres 1 et 7*). L'unité fondamentale de la classification est la cellule. Malheureusement, formuler une définition de l'espèce qui soit applicable universellement est difficile. En accord avec le **concept biologique de l'espèce**, une **espèce** est un groupe de populations dans lequel les gènes sont actuellement, ou potentiellement, échangés à travers l'interfécondation (N. d. T. : concept clairement formulé par Ernst Mayr en 1942 « une communauté d'êtres vivants interféconds pouvant échanger du matériel génétique et produisant des descendants eux-mêmes féconds »).

Bien que concise, cette définition soulève un certain nombre de problèmes. Les taxonomistes travaillent généralement sur des caractères morphologiques et le critère de la reproduction est basé sur une information morphologique ou écologique. Ainsi, certains organismes ne se reproduisent pas de façon sexuée. D'autres critères doivent donc manifestement être pris en compte dans ces cas. Un autre problème concerne les fossiles. Les paléontologistes décrivent des espèces d'organismes disparus, comment peuvent-ils alors tester le critère de reproduction ? Finalement, les populations d'organismes similaires peuvent être si isolées les unes des autres que l'échange de gènes peut être géographiquement impossible. Pour tester le critère de reproduction, les biologistes peuvent transplanter les individus et voir si la fécondation se réalise, mais l'accouplement d'individus transplantés n'apporte pas de preuve sur ce qui pourrait arriver si les animaux étaient ensemble dans un cadre naturel. Dans le Chapitre 7, un concept phylogénétique de l'espèce, de plus en plus populaire, sera discuté. Selon ce concept, l'espèce est un groupe de populations qui a évolué indépendamment des autres groupes de populations. Les groupes d'espèces sont étudiés en utilisant les principes de l'analyse phylogénétique.

Plutôt que d'essayer d'établir une définition de l'espèce qui résoudrait tous ces problèmes, il est préférable de s'en tenir à la définition biologique telle qu'elle a été formulée précédemment. Pour décrire les espèces les taxonomistes prennent en compte des critères morphologiques, physiologiques, embryologiques, éthologiques, moléculaires et écologiques, en réalisant que tous ont une base génétique.

La **spéciation** est la formation de nouvelles espèces. Un préalable à la spéciation est que les sous-populations soient empêchées de s'accoupler. Dans ces conditions, le flux génique entre les populations ou les sous-populations ne peut s'établir. Il y a **isolement reproductif**. Quand les populations sont reproductivement isolées, la sélection naturelle et la dérive génétique entraînent une évolution qui se déroule de façon différente dans chacune d'elles. L'isolement reproductif peut se réaliser selon différentes voies.

Certaines formes d'isolement rendent l'accouplement impossible. Par exemple, les barrières comme les rivières ou les chaînes de montagnes peuvent séparer les sous-populations. D'autres formes d'isolement sont comportementales : comportement d'approche de deux animaux non approprié, périodes d'accouplement décalées. Dans d'autres cas l'accouplement peut avoir lieu mais l'isolement empêche le succès de la fécondation ou du développement. Le tractus génital femelle, par exemple, peut empêcher la fécondation par le sperme d'une autre espèce. L'impossibilité pour un hybride d'engendrer une descendance est une autre forme d'isolement même si accouplement et fécondation ont pu se dérouler. La non viabilité de l'hybride est causée par des différences entre chromosomes qui bloquent la synapsis pendant la méiose et la formation de gamètes viables.

### Spéciation allopatrique

La **spéciation allopatrique** (Gr. *Allos*, autre + *patria*, terre natale) intervient quand les sous-populations sont séparées par une barrière géographique, par exemple une chaîne montagneuse ou une rivière. Les adaptations aux environnements différents ou la dérive génétique dans les populations ainsi séparées font que leurs membres ne peuvent plus s'accoupler avec succès s'ils sont expérimentalement réunis. Pour beaucoup de biologistes c'est le mode de spéciation le plus répandu.

Les pinsons que Darwin découvrit sur les îles Galapagos sont un exemple classique de spéciation allopatrique et d'adaptation radiative (*voir Aperçus évolutifs, page 86, et Chapitre 4*). Il y a adaptation radiative quand un nombre élevé de formes différentes diverge d'une forme ancestrale, généralement en raison de l'ouverture ou mise à disposition de nouveaux habitats.

Quatorze espèces de pinsons ont évolué à partir des pinsons qui ont initialement colonisé les îles Galapagos. Les pinsons ancestraux, qui ont émigré du continent, étaient probablement disséminés dans quelques îles. Avec le temps, les populations se sont répandues et isolées sur de nombreuses îles et la variation génétique que devait, probablement, déjà manifester la population originelle, s'est amplifiée. Les pinsons d'origine étaient des mangeurs de graines et, après leur arrivée, ils occupèrent rapidement les niches préférées. La variation génétique de base a permis à quelques oiseaux d'exploiter de nouvelles îles et de nouveaux habitats. Des mutations modifièrent la composition génétique des populations isolées de pinsons et furent la source d'autres variations. La sélection naturelle favorisa le maintien de celles qui assuraient le succès de la reproduction.

Les forces combinées de l'isolement, la mutation et la sélection naturelle assurèrent la divergence des pinsons en espèces distinctes adaptées à des régimes nutritionnels spécialisés (*voir Figure 4.4*). Sur les 14 espèces répertoriées, 6 ont des becs spécialisés dans l'écrasement de graines de différentes tailles. D'autres se nourrissent des fleurs de l'Opuntia (un cactus) ou, d'insectes et de fruits, dans les forêts.

### Spéciation parapatrique

La **spéciation parapatrique** (Gr. *para*, à côté) se produit dans des populations de petite taille et localisées, appelées **dèmes**. Par exemple, toutes les grenouilles d'une mare particulière ou tous les oursins dans une flaque de marée constituent un dème. Les individus d'un dème s'accouplent préférentiellement entre eux plutôt qu'avec les individus d'une population plus grande, et parce qu'ils sont dans le même environnement, sont soumis à la même pression de sélection. Les dèmes ne sont pas complètement isolés les uns des autres car les individus, les stades du développement ou les gamètes peuvent se déplacer d'un dème à l'autre d'une population. Vu d'une autre façon, l'isolement relatif d'un dème peut signifier que ses membres sont soumis à différentes pressions de sélection comparativement aux autres membres de la population. Dans ces conditions, la spéciation peut avoir lieu. Bien que les évolutionnistes admettent que la spéciation parapatrique soit théoriquement possible, aucun exemple certain n'est connu. La spéciation parapatrique joue donc un rôle moins important que la spéciation allopatrique dans l'évolution des groupes d'animaux.

## Spéciation sympatrique

Un troisième type de spéciation, appelé **spéciation sympatrique** (Gr. *Sym*, ensemble) se déroule à l'intérieur d'une seule population (*voir Aperçus évolutifs, page* 86). Les organismes, bien que sympatriques, peuvent s'isoler reproductivement les uns des autres. Pour démonter la réalité d'une spéciation sympatrique, les chercheurs doivent prouver que les deux espèces partagent un ancêtre commun et, ensuite, qu'elles ont émergé en l'absence de toute forme d'isolement géographique. Cette deuxième condition est particulièrement difficile. Les forces motrices de l'évolution sont difficiles à reconstruire car les facteurs écologiques et sélectifs peuvent ne plus être ceux qui étaient présents dans le passé.

Malgré ces difficultés, il est maintenant évident que ce type de spéciation a joué un rôle plus important que ce que l'on a pensé initialement. Les études portant sur la passerine bleue d'Afrique suggèrent une spéciation sympatrique. Les passerines bleues déposent leurs œufs dans les nids d'autres espèces d'oiseaux. Ce sont des parasites de couvée. À l'éclosion, les poussins apprennent le chant de l'espèce hôte qui les élève. L'accouplement entre les passerines élevées par la même espèce hôte est favorisé. Les analyses moléculaires révèlent des différences génétiques entre les espèces qui sont compatibles avec une origine récente et une spéciation sympatrique.

La spéciation sympatrique a été importante dans la famille des félins (Felidae). Des arguments moléculaires et écologiques suggèrent que 50 % des évènements de spéciation dans l'évolution de cette famille est de nature sympatrique. Ils reposent sur l'étude des patterns d'activité sur 24 heures, les préférences concernant les habitats et les nourritures. Ces différences conduisent apparemment à un isolement reproducteur d'organismes partageant les mêmes aires géographiques.

### Synthèse de la section 5.4

L'espèce selon la définition biologique est un groupe de populations dans lequel les gènes sont actuellement ou potentiellement échangés par interfécondation. Cette définition est difficile à appliquer à tous les cas car certaines espèces ne se reproduisent que selon le mode asexué, d'autres ne sont représentés que par des fossiles, et chez d'autres encore le critère de reproduction est difficile à tester. La spéciation requiert que les sous-populations ne puissent pas se croiser. L'isolement reproductif est communément assuré par des barrières géographiques isolant les sous-populations (spéciation allopatrique). La spéciation peut également se produire dans de petites populations localisées (spéciation parapatrique) ou au sein même d'une population (spéciation sympatrique).

***Comment l'isolement reproducteur est-il assuré dans chacune des trois formes de spéciation décrites dans cette section ?***

# 5.5 Rythmes de l'évolution

### Compétence à acquérir

1. Comparer les deux modèles de l'évolution, celui du gradualisme phylétique et celui de l'équilibre ponctué.

Charles Darwin percevait le changement évolutif comme graduel sur des millions d'années. Ce concept, appelé **gradualisme phylétique**, a été l'interprétation traditionnelle du tempo ou vitesse de l'évolution.

Certains changements évolutifs, toutefois, arrivent très rapidement. Les études portant sur les séries de fossiles montrent que beaucoup d'espèces ne changent pas significativement pendant des millions d'années. Ces périodes de stase (Gr. *stasis*, encore debout), ou équilibre, sont interrompues quand un groupe se trouve face à une crise écologique, comme un changement de climat ou un événement géologique majeur. Sur les 10 000 à 100 000 années précédentes, une variation qui était sélectivement neutre ou désavantageuse pourrait alors devenir avantageuse. Alternativement, les évènements

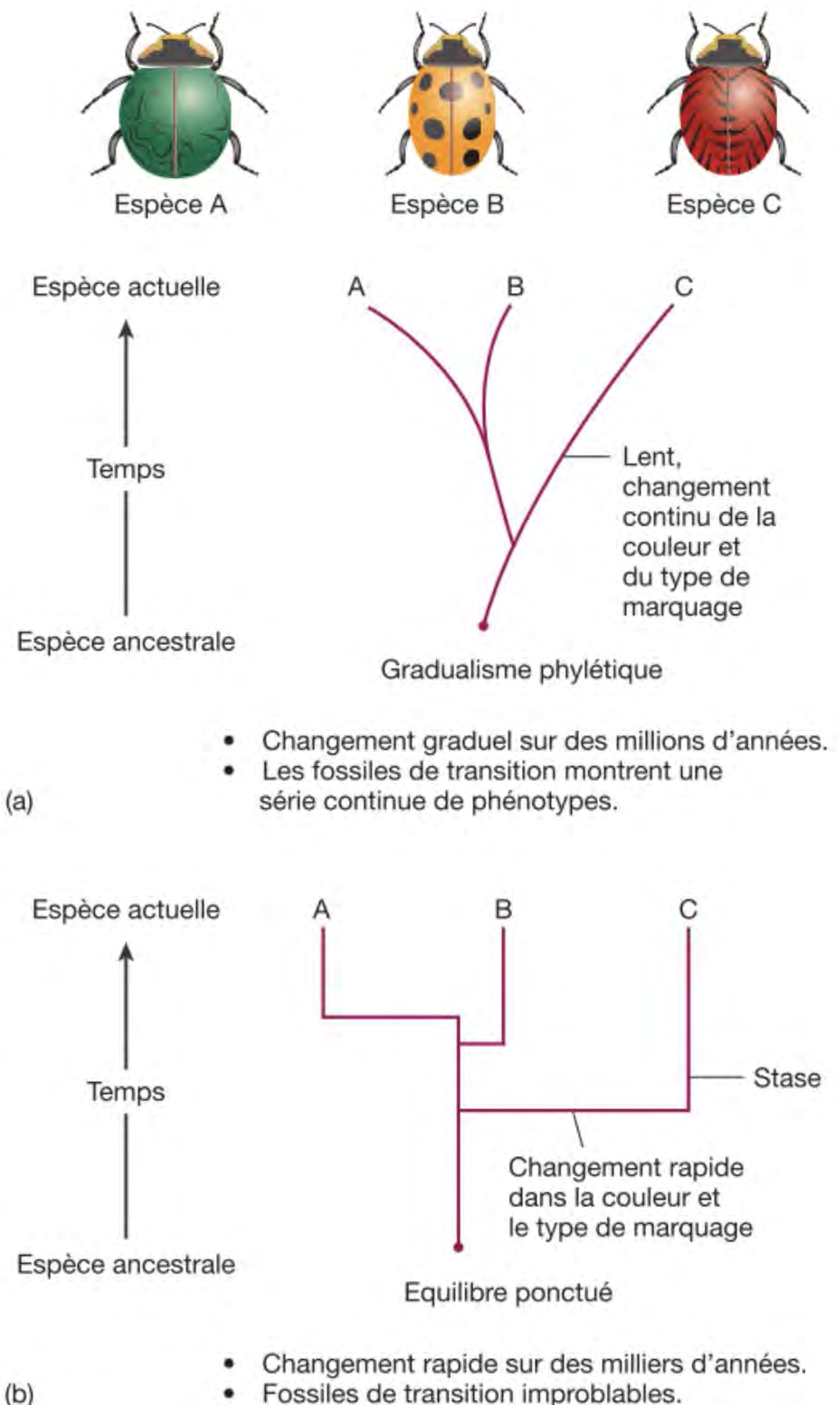



**FIGURE 5.8**

**Les rythmes d'évolution.** Comparaison du gradualisme phylétique et de l'équilibre ponctué avec trois espèces hypothétiques de coléoptères. (*a*) Dans le modèle de l'évolution par gradualisme phylétique, les changements sont graduels sur de longues périodes de temps. Noter que cet arbre implique un changement graduel de la couleur et du pattern des marques chez les trois espèces. (*b*) Dans le modèle d'évolution par équilibre ponctué , des périodes rapides de changement interrompent de longues périodes de stase. Cet arbre montre que la couleur et les patterns des marques changent rapidement et ne changent plus durant de longues périodes de sélection stabilisante (stase).

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

# La spéciation des pinsons de Darwin

Quand Charles Darwin visita les îles Galapagos en 1835, il observa les pinsons au corps sombre dont la radiation adaptative est devenue un exemple classique de spéciation (Figure 5.1 de l'encadré). Les études menées sur ces pinsons ont donné un aperçu de quelques-unes des voies selon lesquelles la spéciation peut intervenir. Peter R. et B. Rosemary Grant ont étudié ces pinsons pendant plus de trente ans. Ils ont directement observé les changements microévolutifs de la morphologie du bec en réponse aux changements dans les précipitations et la nourriture disponible. D'autres études moléculaires ont aussi contribué à notre connaissance de la radiation adaptative de ce groupe d'oiseaux.

Les études moléculaires de l'ADN mitochondrial ont permis d'identifier les parents d'Amérique du sud, vraisemblablement les plus proches des pinsons de Darwin, ce sont des passereaux du genre *Tiaris*. Des comparaisons de l'ADN mitochondrial des oiseaux de ce groupe avec celui des pinsons suggèrent que ces derniers ont colonisé les îles, il y a 3 millions d'années. Une très rapide radiation adaptative est intervenue, avec un nombre d'espèces de pinsons doublant approximativement toutes les 750 000 années. Aucun autre groupe d'oiseaux étudié a révélé une diversification évolutive aussi importante (*voir Figure* 4.4). Les pinsons de Darwin ont servi de modèle pour répondre aux questions du comment et du pourquoi les espèces divergent.

La spéciation des pinsons répond au modèle classique de la spéciation allopatrique discuté dans ce chapitre. L'explication est à rechercher dans les différences de ressources nutritives et les observations des Grant supportent cette façon de voir. L'isolement géographique des populations de pinsons sur les différentes îles ont entraîné la spéciation sous l'influence de la sélection naturelle et de la dérive génétique. Chaque population est adaptée aux ressources nutritives disponibles dans son habitat (*voir Figure* 4.6). La plupart de ces adaptations sont révélées par la morphologie du bec.

Les Grant ont découvert, toutefois, que le modèle allopatrique n'explique pas tout. Il y a trois millions d'années, les îles Galapagos étaient plus simples qu'elles ne le sont actuellement. En fait, au moment de la colonisation, les îles étaient en plus petit nombre. Apparemment, le nombre d'espèces a augmenté en même temps que d'autres îles ont émergé suite à l'activité volcanique. L'augmentation du nombre d'îles et les oscillations de la température et des précipitations eurent des conséquences sur la végétation. Les habitats disponibles pour les pinsons devinrent plus divers et plus complexes. La chaleur et l'humidité des îles, initialement, favorisaient des becs longs et étroits adaptés à la récolte du nectar ou la capture des insectes. L'humidité des îles fluctue maintenant et le climat est plus saisonnier. La diversité croissante des habitats et de la nourriture, sur une période de 3 millions d'années, a entraîné une spéciation très rapide des populations de pinsons.

Les Grant ont aussi découvert que des forces sympatriques étaient également à l'origine de la spéciation. Ils ont remarqué que les différentes espèces de pinsons présentes sur la même île s'hybridaient rarement. L'absence d'hybridation conduit à l'isolement et à la spéciation. Le facteur en cause n'est apparemment pas l'incompatibilité génétique des gamètes. Par ailleurs, les comportements de cour des différentes espèces sont similaires ce qui exclut également leur mise en cause.

Ces chercheurs observèrent que des signaux visuels et acoustiques étaient utilisés dans le choix du partenaire pour l'accouplement. Chez ces pinsons, seuls les mâles chantent et les mâles et les femelles de la descendance répondent et apprennent le chant de leurs pères. Les jeunes associent le chant et la forme du bec de leur père. Les femelles tendent à s'accoupler avec les mâles qui ont la forme du bec et le chant de leur père. Le fait que les comportements qui résultent d'un apprentissage sont capables d'influencer la spéciation introduit de nouveaux jeux de variables dans le contrôle du processus. Des erreurs dans l'apprentissage, des variations dans l'appareil vocal des individus et des caractéristiques de la transmission du son dans l'environnement peuvent modifier les particularités du chant et influencer le choix du partenaire d'accouplement.

Les observations sur les pinsons des îles Galapagos ont révolutionné la biologie. Elles jouèrent un rôle essentiel dans le développement de la théorie de l'évolution de Darwin par sélection naturelle et continuent à fournir des preuves sur la façon dont l'évolution procède.



(a)



(b)

**FIGURE 5.1 Spéciation des pinsons de Darwin.** La spéciation et la radiation adaptative des pinsons de Darwin sont un exemple de spéciation allopatrique. L'isolement des pinsons sur les îles et les différentes ressources alimentaires rencontrées ont sélectionné les différences morphologiques dans les becs. Par exemple, (*a*) le pinson warbler (*Certhidea olivacea*) a un bec adapté pour capturer les insectes et (*b*) le grand pinson du sol (*Geospiza magnirostris*) a un bec adapté pour écraser les graines. Les études ont montré que l'augmentation du nombre des îles sur les trois derniers millions d'années et les changements de la température et du régime des précipitations ont entraîné une spéciation très rapide. De plus, des influences sympatriques relatives au rôle du chant des mâles et de la forme du bec ont également participé à la spéciation.

géologiques pourraient rendre disponibles de nouveaux habitats. (Les évènements qui interviennent sur 10 000 à 100 000 années sont considérés comme instantanés à l'échelle de temps de l'évolution). Cette brève période géologique de changement « ponctue » les millions d'années précédentes d'équilibre et éventuellement installe une autre période de stase (Figure 5.8). De longues périodes de stase interrompues par de brèves périodes de changement caractérisent le **modèle de l'équilibre ponctué** de l'évolution.

Les biologistes ont observé de tels changements rapides dans les petites populations. Dans une série d'études menées sur une période de 20 ans, Peter R. Grant a montré que la sélection naturelle entraîne des changements morphologiques rapides du bec des pinsons des Galapagos. Pendant une longue période de sécheresse qui sévit du milieu de l'année 1976 au début du mois de janvier 1978 les oiseaux avaient un bec large et profond. Au début de cette période, les oiseaux consommaient rapidement des graines de petite taille, qui se cassaient facilement. Quand ils furent obligés de se nourrir de graines plus grosses, les oiseaux à bec fragile furent contre-sélectionnés ce qui eut pour conséquence des changements quantifiables dans la composition de la population des pinsons de l'île Daphne Major. L'évolution des multiples espèces de poissons cichlidés du Lac Victoria (*voir Chapitre 1*), dans les 14 000 dernières années, est un autre exemple de changement évolutif rapide conduisant à la spéciation.

Les périodes de stase dans le modèle de l'équilibre ponctué peuvent être le résultat d'une sélection stabilisatrice qui dure tant que les conditions environnementales ne changent pas. La capacité de certains organismes d'échapper en migrant aux changements qui se produisent peut également être à l'origine de l'état d'équilibre.

Un avantage du modèle de l'équilibre ponctué est de fournir une explication au fait que les séries de fossiles ne renferment pas de stades intermédiaires, de stades de transition entre les organismes en relation. Cette absence peut souvent être attribuée à la fossilisation en tant qu'événement peu probable ; les formes transitionnelles disparaissant sans laisser de traces. Parce que l'équilibre ponctué implique des changements rapides dans de petites populations isolées, la préservation des formes intermédiaires a peu de chances de se produire. Le pas rapide (géologiquement parlant) de l'évolution se traduit par des « bonds » d'une forme à une autre.

Le gradualisme phylétique et l'équilibre ponctué sont deux modèles valables pour expliquer les rythmes de l'évolution. Le gradualisme décrit mieux l'histoire évolutive de certains groupes (les mammifères par exemple). L'équilibre ponctué décrit mieux celle d'autres groupes (quelques invertébrés marins par exemple). Pour d'autres groupes encore, l'évolution est marquée par des périodes où le gradualisme prévaut et d'autres avec changements rapides et équilibre.

### Synthèse de la section 5.5

Le gradualisme phylétique est l'accumulation de très petits changements dans les organismes sur de longues périodes de temps, conduisant éventuellement à la formation de nouvelles espèces. L'équilibre ponctué est marqué par de longues périodes de constance (stases) interrompues par de courtes périodes de changement évolutif. Les deux modèles sont bien documentés dans les différents groupes d'animaux.

***Comment expliqueriez-vous la présence d'interruptions dans les séries fossiles d'un groupe d'organismes à quelqu'un qui conteste l'évolution ? Donnez au moins trois raisons justifiant l'apparition d'interruptions.***

## 5.6 Évolution moléculaire

### Compétences à acquérir

1. Faire des hypothèses sur les différences entre une comparaison des séquences d'ADN non conservées d'un cheval et d'un zèbre, et les séquences non conservées d'une grenouille et d'un poisson.
2. Expliquer le rôle de la duplication génique dans l'évolution de nouveaux gènes.

Beaucoup d'évolutionnistes étudient les changements dans la structure et la fonction des animaux qui sont observables à grande échelle – par exemple, les changements dans la forme du bec d'oiseau ou dans la longueur du cou d'un animal. Tout changement évolutif, toutefois, résulte de changements dans la séquence de nucléotides de l'ADN et d'acides aminés dans les protéines. Les évolutionnistes moléculaires analysent les relations évolutives entre les organismes en étudiant l'ADN et les protéines. Par exemple, le cytochrome c est une protéine présente dans les voies de la respiration cellulaire de tous les organismes eucaryotes (Tableau 5.1). La respiration cellulaire est l'ensemble des voies métaboliques qui convertissent l'énergie en molécules organiques, par exemple, la simple molécule de glucose en énergie associée aux liaisons de l'adénosine triphosphate (ATP). L'ATP est la forme d'énergie chimique immédiatement utilisable dans les cellules. Des organismes, que des études révèlent comme étant étroitement apparentés, ont des molécules de cytochrome c similaires. Que ces molécules aient si peu changé sur des millions d'années ne signifie pas qu'il n'y a pas eu de mutations dans le gène. Il suggère plutôt que les mutations sont généralement désavantageuses et sont contre-sélectionnées. Parce que la molécule de cytochrome c change peu, elle est dite évolutivement conservée et est très utile pour établir des relations entre organismes apparentés mais distants.

**TABLEAU 5.1**
**Les différences d'acides aminés du cytochrome c de différents organismes**

| ORGANISMES | NOMBRE DE RÉSIDUS D'ACIDES AMINÉS VARIANTS |
|---|---|
| Vache et mouton | 0 |
| Vache et baleine | 2 |
| Cheval et vache | 3 |
| Lapin et cochon | 4 |
| Cheval et lapin | 5 |
| Baleine et kangourou | 6 |
| Lapin et pigeon | 7 |
| Requin et thon | 19 |
| Thon et mouche du fruit | 21 |
| Thon et papillon | 28 |
| Levure et moisissure | 38 |
| Blé et levure | 40 |
| Papillon et levure | 44 |

Toutes les protéines ne sont pas ainsi conservées. Quelques régions de l'ADN, qui ne codent pas pour des protéines, peuvent changer sans conséquences désavantageuses et accumuler des changements sur des périodes relativement courtes. La comparaison des séquences d'ADN de ces régions peut apporter des informations sur les relations entre organismes étroitement apparentés.

## Duplication génique

Il faut avoir en tête que la plupart des mutations sont contre-sélectionnées. Quelquefois, pourtant, une copie supplémentaire d'un gène est présente. Une copie peut être modifiée, mais tant que l'autre copie, assure la synthèse de la protéine essentielle, l'organisme survit. La duplication génique, la duplication accidentelle d'un gène sur un chromosome, est une source de matériel extra-génique.

On admet que l'hémoglobine et la myoglobine des vertébrés sont issues d'une molécule ancestrale commune (*voir Figure 4.15*). L'hémoglobine transporte l'oxygène dans les globules rouges alors que la myoglobine le stocke dans les muscles. La molécule ancestrale exerçait probablement les deux fonctions. Toutefois, il y a environ 800 millions d'années, la duplication du gène suivie de la mutation de l'un d'eux a conduit à la production de deux polypeptides, myoglobine et hémoglobine. D'autres duplications, intervenues dans les derniers 500 millions d'années, expliquent vraisemblablement pourquoi la plupart des vertébrés, autres que les poissons primitifs, ont des molécules d'hémoglobine à quatre polypeptides.

### Synthèse de la section 5.6

Les changements dans la séquence de nucléotides de l'ADN sont utilisés pour l'étude des relations entre organismes. Les gènes qui ont peu changé au cours de l'évolution sont dits conservés. La duplication génique est source de matériel extra-génique sur lequel l'évolution peut agir.

***Il y a six sous-espèces de dindons sauvages (Melagris gallopavo) en Amérique du Nord. On souhaite déterminer les relations évolutives entre elles. Est-il préférable d'utiliser le gène du cytochrome c ou une région d'ADN ne codant pas pour une protéine ? Expliquez.***

## 5.7 Évolution mosaïque

### Compétence à acquérir

1. Expliquer le concept d'évolution mosaïque

Comme cela a été discuté précédemment, les vitesses de l'évolution peuvent varier à la fois dans les populations, dans les molécules et dans les structures. Une espèce est une mosaïque de molécules et de structures différentes qui ont évolué à des rythmes différents. Certaines molécules ou structures sont conservées ; d'autres changent plus rapidement. Le design de base d'un oiseau fournit un bon exemple. Tous les oiseaux sont reconnaissables comme tels grâce à des structures hautement conservées comme les plumes, les becs et une certaine forme du corps. Certaines parties, toutefois, sont moins conservées et ont un haut taux de changement. Les ailes ont été modifiées pour les différents types de vol ou la nage. De façon similaire, les pattes ont été modifiées pour patauger, nager ou grimper et se percher. Ce sont des exemples d'**évolution mosaïque**.

### Synthèse de la section 5.7

Les organismes sont les produits d'évènements évolutifs cumulatifs. Certains changements interviennent lentement et permettent de reconnaître les lignées d'organismes. D'autres se réalisent rapidement et produisent les variations à l'intérieur de chaque lignée.

***Proposez un autre exemple d'évolution mosaïque.***


# Résumé

**5.1 Populations et Pools de Gènes**

L'évolution organique est un changement dans la fréquence des allèles d'une population.

Théoriquement, une variation génétique illimitée, sous la forme de nouveaux allèles et de nouvelles combinaisons d'allèles, augmente les chances d'une population de survivre à de futurs changements environnementaux.

**5.2 L'évolution se produit-elle obligatoirement ?**

La génétique des populations est l'étude des évènements qui interviennent dans les pools de gènes.

Le théorème de Hardy-Weiberg fait le constat que si certaines conditions sont rencontrées, les fréquences géniques restent constantes d'une génération à l'autre.

**5.3 Mécanismes évolutifs**

Les conditions du théorème de Hardy-Weinberg, lorsqu'elles ne sont pas réunies, définissent les circonstances selon lesquelles l'évolution peut intervenir : (*a*) Des circonstances fortuites peuvent permettre à certains gènes d'être transmis à la génération suivante. Les variations introduites dans les fréquences alléliques portent le nom de dérive génétique ou évolution neutre. (*b*) Les fréquences alléliques peuvent changer suite à l'immigration ou l'émigration d'individus d'une population. (*c*) Les mutations sont la source de nouveau matériel génétique pour les populations. L'équilibre mutationnel existe rarement, ainsi les mutations entraînent généralement un changement des fréquences alléliques. (*d*) La tendance au changement des fréquences, selon les aptitudes, est appelée pression de sélection.

La sélection peut être directionnelle, disruptive ou stabilisante.

Le polymorphisme balancé intervient quand deux ou plus de deux phénotypes sont maintenus dans une population. La supériorité de l'hétérozygote peut conduire au polymorphisme balancé.

**5.4 Espèce et spéciation**

En accord avec une définition biologique, l'espèce est un groupe de populations à l'intérieur de laquelle il y a un

potentiel d'échange de gènes. L'application de cette définition soulève certains problèmes.

La spéciation requiert l'isolement reproductif. La spéciation peut être sympatrique, parapatrique ou allopatrique mais on pense que la plupart des évènements de spéciation sont allopatriques.

**5.5 Rythmes de l'évolution**

Le gradualisme phylétique est le modèle d'évolution selon lequel les changements interviennent graduellement, sur des millions d'années. L'équilibre ponctué est un autre modèle d'évolution dans lequel de longues périodes de stase sont interrompues par de brèves périodes de changement relativement rapide.

**5.6 Évolution moléculaire**

L'étude des rythmes de l'évolution moléculaire aide à établir les interrelations évolutives entre organismes.

Une mutation peut modifier un gène dupliqué, qui ensuite va servir une autre fonction que la fonction originelle.

**5.7 Évolution mosaïque**

Une espèce est une mosaïque de molécules et de structures différentes qui n'ont pas évolué à la même vitesse.

## Questions de révision sur les concepts

1. Les groupes d'individus d'une même espèce occupant une aire donnée au même moment et partageant un lot commun de gènes sont appelés
   a. clades
   b. dèmes
   c. populations
   d. unités d'espèce
2. Le théorème de Hardy-Weinberg prédit que toutes les fréquences alléliques doivent rester constantes dans les populations (l'évolution n'a pas lieu) quand toutes les conditions qui suivent sont vraies, sauf une. Laquelle ?
   a. La population est large de telle sorte que la dérive génétique ne peut intervenir.
   b. La migration dans une population garantit que les nouveaux allèles sont distribués au hasard dans la population.
   c. Tous les individus d'une population ont des chances équivalentes pour la reproduction.
   d. Les mutations n'interviennent pas ou un équilibre mutationnel existe.
3. Si la dérive génétique intervient dans une population, alors
   a. la population est probablement de grande taille.
   b. la population subit une perte d'allèles et devient génétiquement plus uniforme.
   c. la sélection directionnelle intervient.
   d. le flux génique empêche la perte d'allèles.
4. Une communauté d'oiseaux nichant sur le sol et de lézards expérimente un changement environnemental qui étend l'habitat aride favorable aux lézards et défavorable aux oiseaux pour nicher. Lequel des scénarios suivants est le plus probable pour cette communauté ?
   a. Une sélection directionnelle pourrait entraîner une prévalence accrue des allèles qui favorisent la tolérance à la sécheresse chez les oiseaux.
   b. Une sélection disruptive entraîne la formation de deux espèces d'oiseaux.
   c. Une sélection stabilisatrice pourrait promouvoir la formation de deux espèces de lézards.
   d. Une sélection directionnelle conduirait à la formation de deux espèces de lézards.
5. Des périodes rapides de changement génétique suivies de longues périodes de sélection stabilisatrice et de stase évolutive définissent
   a. le gradualisme phylétique
   b. l'équilibre ponctué
   c. la spéciation parapatrique
   d. la spéciation sympatrique

## Questions d'analyse et d'application

1. La sélection naturelle peut-elle agir sur les variations qui ne sont pas héritées ? (Considérez, par exemple, les changements physiques occasionnés par une maladie). Si oui, quel est l'effet de cette sélection sur les générations qui suivent ?
2. Selon quelle voie l'utilisation abusive des antibiotiques et des pesticides peut-elle augmenter la probabilité que ces agents chimiques deviennent inefficaces ? C'est un exemple duquel des trois modes de sélection naturelle ?
3. Quelles sont les implications de l'effet goulot pour les managers de la vie sauvage qui essaient d'aider les espèces en danger, comme la grue blanche, à échapper à l'extinction ?
4. Penser que le changement évolutif est orienté vers un but est faux. Expliquez pourquoi.
5. Imaginez que deux espèces de papillons se ressemblent fortement. L'une (le modèle) est de goût désagréable pour les oiseaux prédateurs, l'autre (le mime) ne l'est pas. Quel devrait être le résultat, sur l'espèce mime, d'une sélection directionnelle ?

# 6

# Écologie : préservation du règne des animaux



## Plan du chapitre



Les animaux ont certains besoins pour vivre. Pour répondre à ces besoins, ils viennent au contact d'autres organismes ou de leur environnement physique. Ces rencontres entraînent une multitude d'interactions entre les organismes et altèrent souvent l'environnement physique. L'**Ecologie** est l'étude des relations des organismes avec leur environnement et avec les autres organismes. La compréhension des principes écologiques de base nous aide à comprendre pourquoi les animaux vivent à certains endroits, pourquoi ils se nourrissent de tel ou tel aliment et pourquoi ils interagissent selon telle ou telle voie. C'est aussi la clef pour comprendre comment les activités humaines peuvent être nuisibles pour les populations animales et ce que nous devons faire pour préserver les ressources animales. La discussion qui suit est ciblée sur les principes écologiques essentiels pour comprendre comment les animaux vivent dans leur environnement.

## 6.1 Les animaux et leur environnement abiotique

### Compétences à acquérir

1. Comparer les facteurs abiotiques qui peuvent influencer la survie d'un mammifère arctique et celle d'un mammifère d'une forêt tropicale humide.
2. Décrire comment l'énergie est utilisée dans le budget énergétique d'un animal.
3. Dresser la liste des quatre voies que les animaux peuvent emprunter pour répondre à la raréfaction des ressources nutritives.

L'**habitat** d'un animal (environnement) inclut toutes les caractéristiques vivantes (biotiques) et non vivantes (abiotiques) de l'aire dans laquelle l'animal vit. Les caractéristiques abiotiques de l'habitat comprennent la disponibilité en oxygène et ions inorganiques, la lumière, la température, et la vitesse du courant ou du vent. Les écologistes physiologistes qui étudient les influences abiotiques ont observé que les animaux vivent à l'intérieur d'une certaine échelle de valeurs, appelée **plage de tolérance**, pour n'importe lequel des facteurs environnementaux. À chaque limite de l'échelle, une ou plusieurs fonctions essentielles s'arrête(nt). La **plage optimale** correspond à une série de valeurs intermédiaires qui définissent les conditions les plus favorables pour l'animal (Figure 6.1).

Des combinaisons de facteurs abiotiques sont nécessaires pour que l'animal survive et se reproduise. Quand un de ces facteurs se situe hors de l'échelle de tolérance, il devient **facteur limitant**. Par exemple, quand un insecte vivant dans un cours d'eau a le substrat qui lui permet de s'abriter, le courant suffisant pour apporter nourriture et une aide à la dispersion, les ions nécessaires à la croissance et au développement, une fourniture inappropriée en oxygène peut rendre la vie impossible.

Souvent, l'animal répond à un facteur abiotique en s'orientant par rapport à lui ; une telle orientation est appelée **taxie**. La phototaxie, par exemple, est une réponse à la lumière. Si l'animal favorise des environnements bien éclairés et se dirige vers une source lumineuse, il manifeste une phototaxie positive. Dans le cas où il préfère de faibles intensités lumineuses et s'éloigne d'une source de lumière, la phototaxie est dite négative.

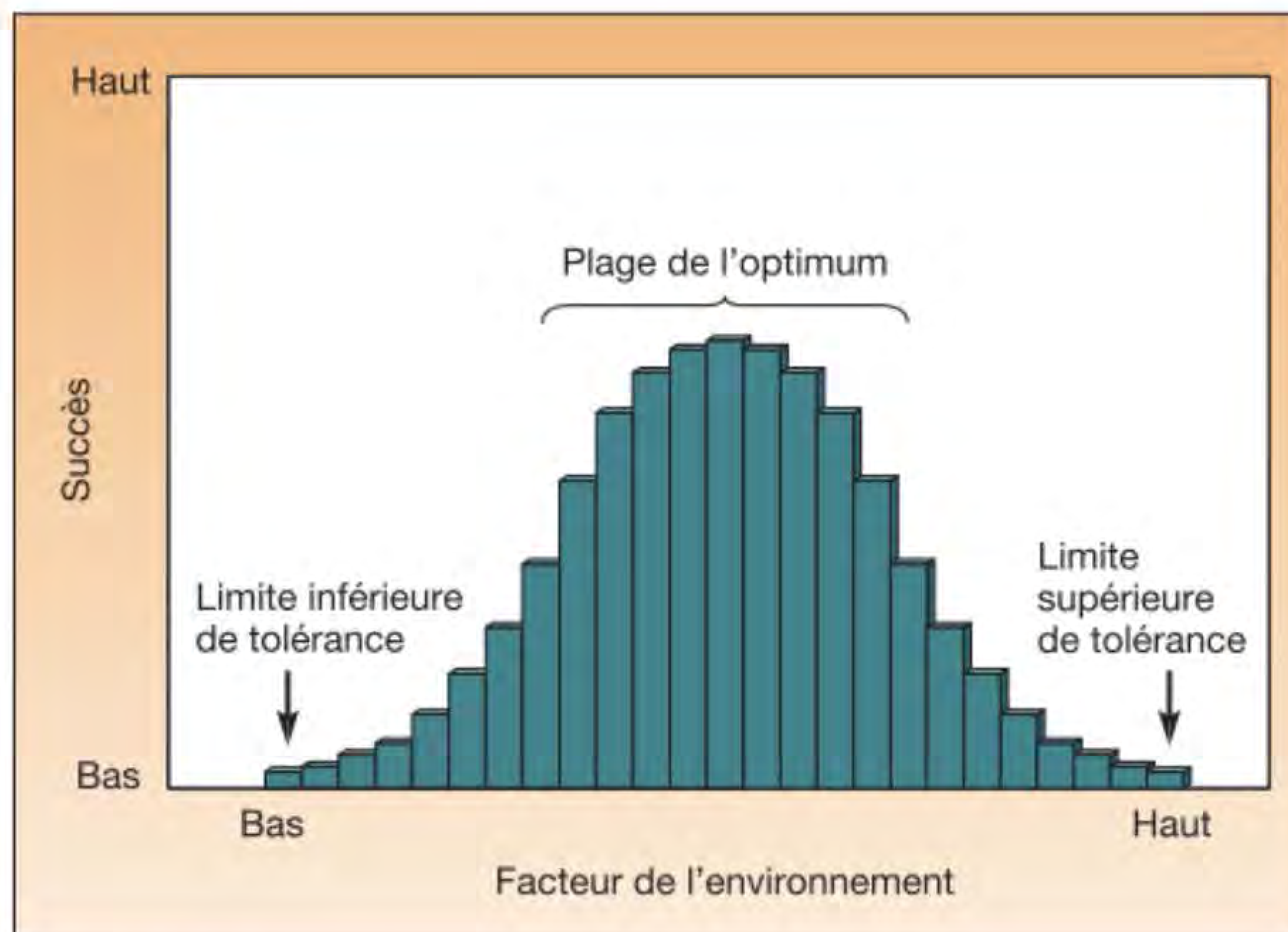



**FIGURE 6.1**

**Plage de tolérance d'un animal.** Evaluer les indices de succès (production des œufs, longévité ou croissance) pour chaque variation d'un facteur de l'environnement permet de définir la plage de tolérance d'un animal. Les graphes obtenus ont souvent la forme d'une cloche. La plage de l'optimum est la plage des valeurs du facteur pour laquelle le succès est le plus grand. Les plages de tolérance et de l'optimum varient en fonction du stade de vie de l'animal,de la santé, de l'activité.

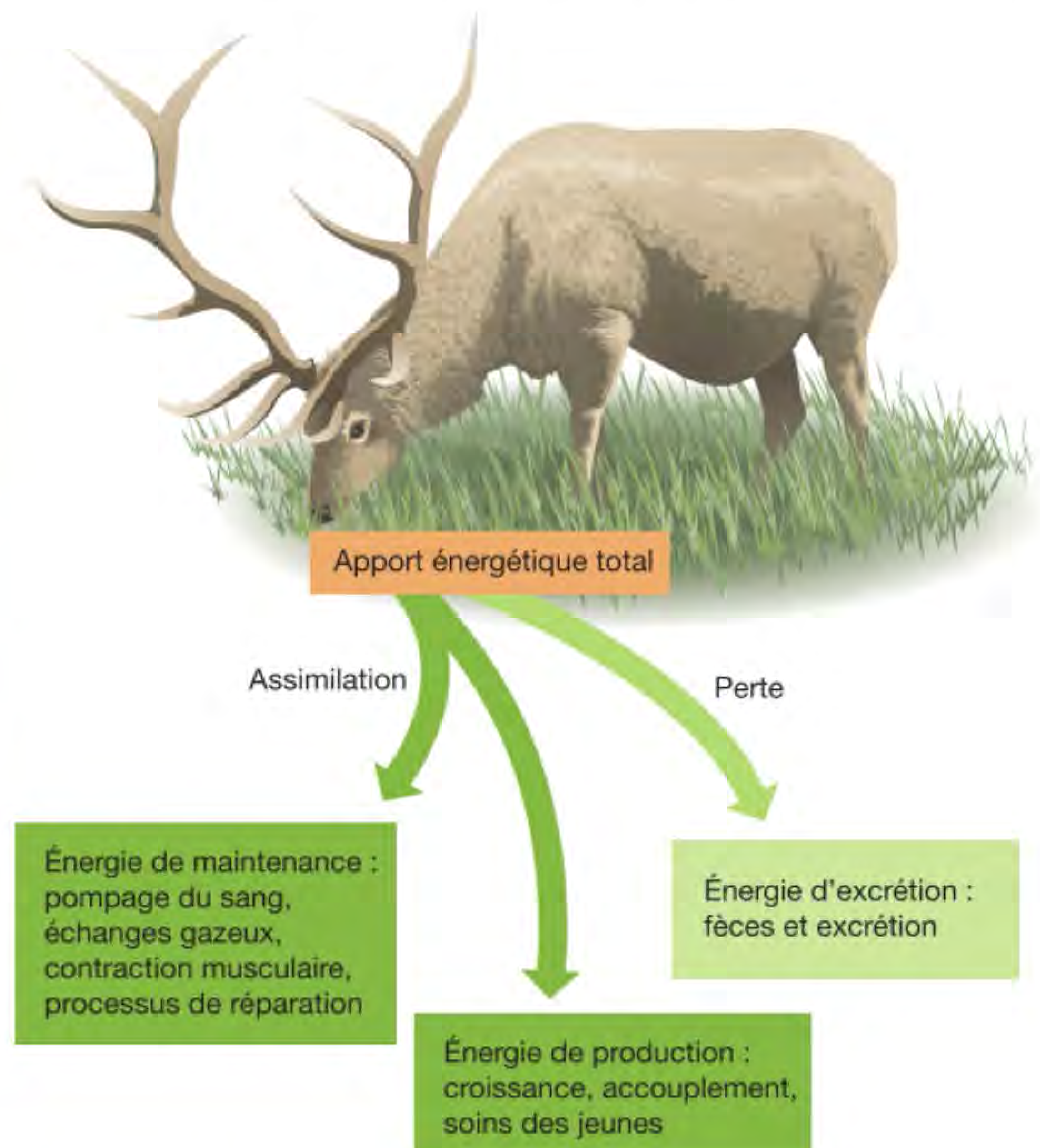



**FIGURE 6.2**

**Budgets énergétiques des animaux.** L'apport énergétique total pris par un animal couvre la somme de l'énergie perdue dans les voies de l'excrétion et de l'énergie assimilée pour les fonctions de maintenance et de production. Les surfaces différentes des trois encadrés de ce diagramme ne sont pas nécessairement proportionnelles à la quantité d'énergie dévolue à chaque fonction. L'apport énergétique total d'un animal et, en conséquence, la part de cette énergie dévolue aux fonctions de production, dépendent de facteurs internes et externes variés (par exemple la période de l'année et le statut reproductif).

## Énergie

L'énergie est la capacité à réaliser un travail. Pour les animaux, le travail inclut toutes les activités depuis la recherche de nourriture jusqu'au mouvement des molécules à l'intérieur des cellules. Pour subvenir à leurs besoins énergétiques, les animaux ingèrent d'autres organismes ; ils sont **hétérotrophes** (Gr. *hetero*, autre + *tropho*, mangeur). Les organismes **autotrophes** (Gr. *autos*, soi +*tropho*, mangeur) (plantes, algues, et quelques protistes) approvisionnent leur source de nourriture par la photosynthèse ou d'autres activités fixatrices de carbone. Le bilan de l'apport énergétique total et la description des voies selon lesquelles cette énergie est utilisée et perdue est appelé le **budget énergétique** (Figure 6.2).

L'énergie totale est contenue dans la nourriture que consomme l'animal, la prise de nourriture est donc l'apport énergétique principal. Une partie de cette énergie est perdue dans les fèces au cours de l'excrétion (énergie d'excrétion) ; une autre partie est impliquée dans la maintenance des activités de base, comme le pompage du sang, les échanges gazeux et les processus de réparation (énergie de maintenance) ; le reste est utilisée pour la croissance, l'accouplement, la nidation et les soins à la progéniture (énergie de production). La survie exige que les individus disposent de suffisamment d'énergie pour assurer les fonctions de reproduction. Des budgets énergétiques favorables sont souvent difficiles à gérer, particulièrement dans les régions tempérées où l'hiver est une période de raréfaction de la nourriture.

## Température

L'animal engage une partie de son énergie d'existence dans la régulation de la température du corps. La température influence la vitesse des réactions chimiques dans les cellules animales (vitesse métabolique) et affecte l'activité globale. La température du corps d'un animal reste rarement constante en raison d'une inégalité entre perte et gain de chaleur. L'énergie calorifique peut être perdue par radiation, sous forme de radiations infrarouges par exemple, vers les objets qui entourent l'animal, par convection vers l'air environnant ou par évaporation. En sens contraire, les gains de chaleur se font par radiation, radiation solaire, infrarouge et émission à partir des objets de l'environnement, et aussi par les activités métaboliques à faible rendement qui génèrent de la chaleur comme sous-produit des fonctions cellulaires. La thermorégulation dépend de plusieurs conditions de l'habitat comme la disponibilité en nourriture, en eau, et d'un abri.

Quand la nourriture se raréfie ou quand les animaux ne mangent pas pour d'autres raisons, ils sont soumis à la diète, affamés et, dans ces conditions, les activités métaboliques peuvent décroître dramatiquement.

La **torpeur** est un état pendant lequel le métabolisme décroît et la température du corps est basse, qui peut s'installer quotidiennement chez les chauves-souris, les oiseaux-mouches (colibris) et quelques autres petits oiseaux et mammifères qui doivent se nourrir constamment quand ils sont actifs. La torpeur permet à ces animaux de survivre pendant les brèves périodes où ils ne se nourrissent pas.

L'**hibernation** est également un état caractérisé par une faible activité métabolique et une température corporelle basse mais qui peut durer des semaines, voire des mois. Les vrais hibernants se trouvent parmi les petits mammifères comme les rongeurs, les musaraignes et les chauves-souris. La température de consigne du centre thermorégulateur d'un hibernant descend à 20 °C mais la thermorégulation n'est pas suspendue.

Le **sommeil hivernal** intervient chez quelques animaux de grande taille. D'importantes réserves énergétiques sustentent ces mammifères pendant les périodes d'inactivité hivernale. Les températures du corps chutent mais moins que chez un animal en hibernation. La température du corps d'un ours brun chute de 37 °C à 30 °C et les animaux en sommeil peuvent se réveiller et devenir rapidement actifs – comme peut l'apprendre à ses dépens tout zoologiste inexpérimenté pénétrant dans l'antre d'un ours sommeillant !

L'**estivation** est un état d'inactivité de quelques animaux qui doivent résister à de longues périodes de sécheresse. L'animal entre dans un terrier dès que l'environnement devient sec. Généralement il ne mange pas ni ne boit et émerge lorsque l'humidité revient. L'estivation est un phénomène commun à de nombreux invertébrés, reptiles et amphibiens (*voir Figures 19.15, et 20.10*). Torpeur, sommeil hivernal, hibernation et estivation sont des formes d'hypothermie contrôlée (température plus basse du corps) et sont des aspects différents d'un même ensemble de processus physiologiques. Ils diffèrent par l'importance de la chute de la température, la durée de l'état et la saison pendant laquelle ils s'installent.

## Autres facteurs abiotiques

Humidité, lumière, géologie et sols sont d'autres facteurs abiotiques importants pour les animaux. Tous les processus vitaux se déroulent dans l'environnement aqueux de la cellule. L'eau qui est perdue doit être remplacée. L'intensité de la lumière et la longueur de la période lumineuse sur 24 heures est un indice précis du changement de saison. Les animaux utilisent la lumière pour rythmer beaucoup d'activités, comme la reproduction et la migration. La géologie et les sols affectent souvent directement ou indirectement les animaux vivant dans une aire donnée. Des caractéristiques comme la texture, la quantité de matière organique, la fertilité, la capacité à retenir l'eau influencent directement le nombre et les types d'animaux vivant dans ou sur le sol. Ces caractéristiques influencent également les plantes sur lesquelles les animaux se nourrissent.

### Synthèse de la section 6.1

Les facteurs abiotiques déterminent si un habitat convient à un animal. Les facteurs qui se situent hors d'une plage de tolérance rendent l'habitat inapproprié. L'énergie est utilisée par les animaux pour les fonctions de maintenance, de production et d'excrétion. Quand les ressources alimentaires diminuent les animaux peuvent entrer en torpeur, hiberner, entrer en sommeil hivernal ou estiver.

***Dans des conditions de sécheresse, les ressources peuvent devenir rares. Quel(s) composant(s) du budget énergétique d'un cerf à queue blanche devrai(en)t être compromis en premier ?***

# 6.2 Facteurs biotiques : les populations

### Compétences à acquérir

1. Comparer les populations d'animaux durant les phases de croissance exponentielle et de croissance logistique en situation de capacité de support.
2. Différencier les facteurs densité-indépendants des facteurs densité-dépendants dans la régulation des populations.

Les caractéristiques biotiques d'un habitat incluent les interactions qui s'établissent entre individus de la même espèce et entre individus d'espèces différentes. Elles prennent en compte la façon dont les populations croissent et comment la croissance est régulée, la disponibilité en nourriture et la compétition pour cette nourriture, et beaucoup d'autres interactions entre espèces qui sont le résultat d'histoires évolutives partagées.

Les populations sont des groupes d'individus de la même espèce qui occupent une aire donnée à un moment donné et qui ont des attributs uniques. Deux des attributs les plus importants sont le potentiel de croissance de la population et les limites que l'environnement fixe à cette croissance.

## La croissance de la population

Les populations animales changent dans le temps en fonction du taux de natalité, du taux de mortalité et de la dispersion (N. d. T. taux d'immigration et taux d'émigration). Une façon de caractériser une population est d'estimer les chances de survie d'un individu en fonction de l'âge de la population (Figure 6.3). L'axe des ordonnées (Y) est la courbe logarithmique du nombre de survivants, l'axe des abscisses (X) le graphe linéaire de l'âge. Il y a trois types de courbes de survie. Les individus des populations de type I (courbe convexe) survivent jusqu'à un âge avancé puis meurent rapidement. Les facteurs environnementaux influencent peu la mortalité qui dépend du potentiel intrinsèque de chaque individu. Quelques populations humaines correspondent à ce type de courbe. Les individus qui appartiennent aux populations de type II (diagonale) ont une probabilité constante de mortalité quel que soit leur âge. L'environnement joue un rôle important et son influence n'est pas plus dure chez un jeune que chez un vieux. Les populations d'oiseaux et de rongeurs sont de ce type. Les individus des populations de type III (courbe concave) ont une mortalité juvénile élevée. Toutefois, ceux qui atteignent l'âge adulte ont un taux de mortalité faible. Les poissons et beaucoup d'invertébrés présentent ce type de courbe.

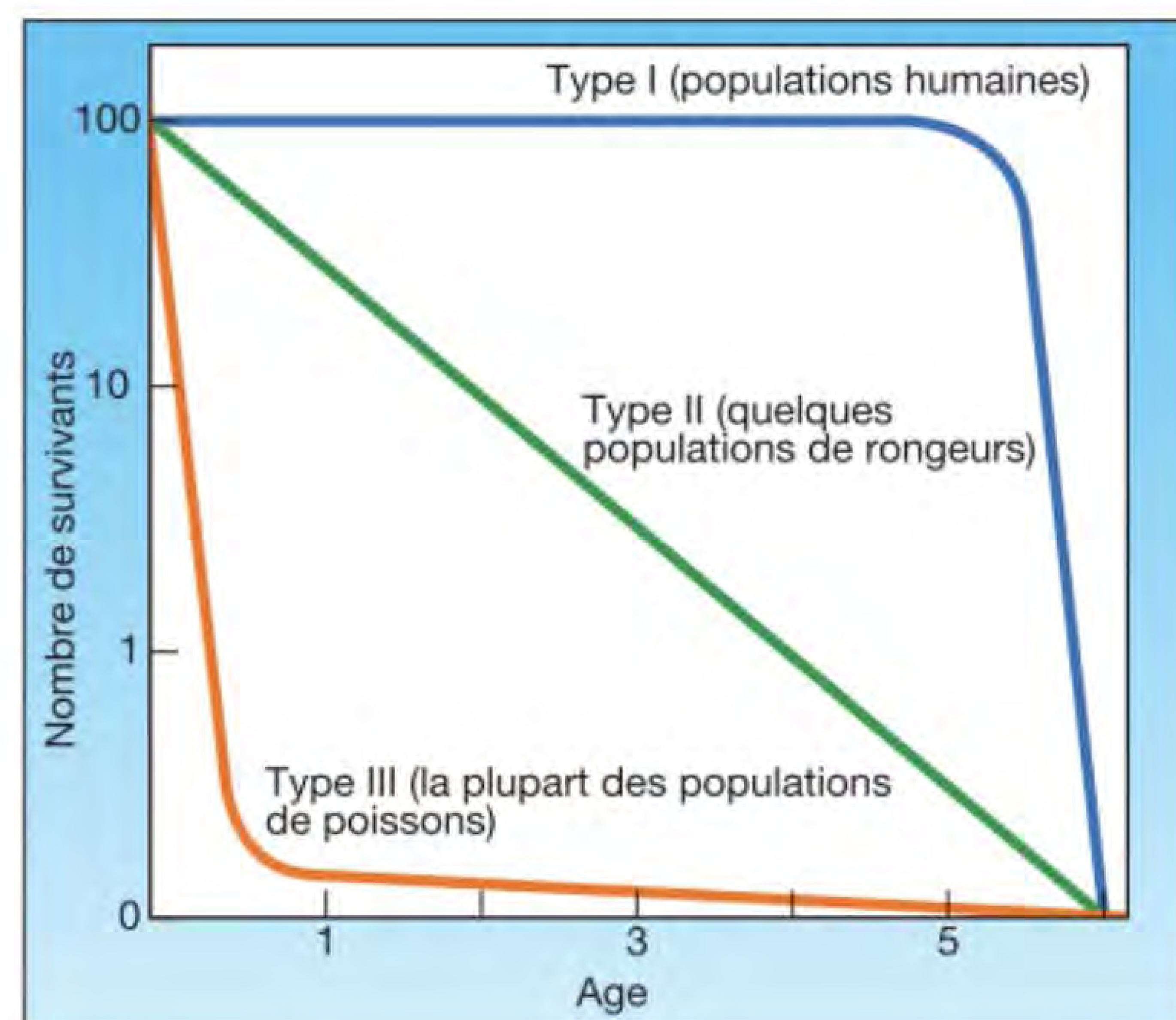


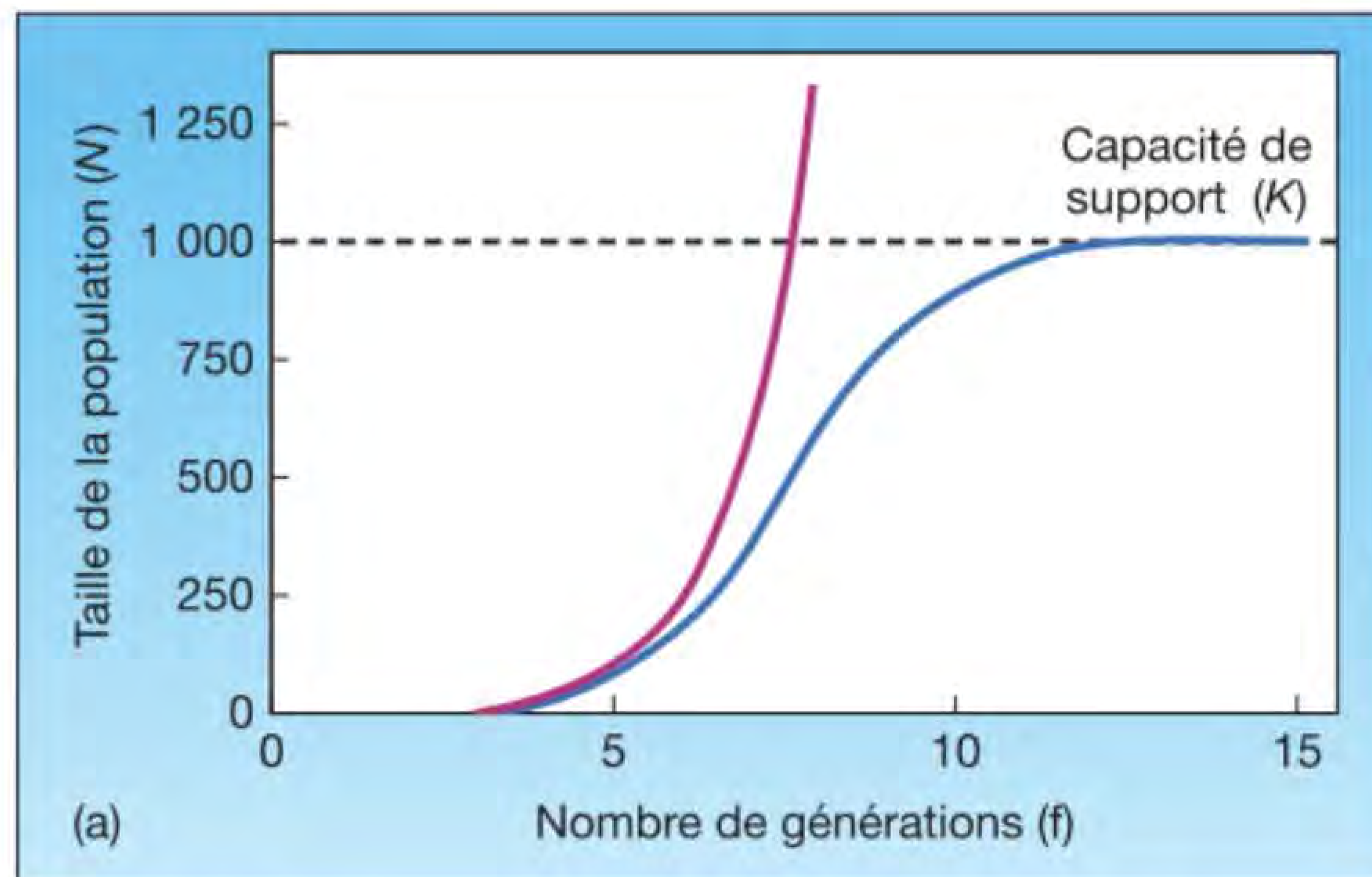

**FIGURE 6.3**

**Survie.** Les courbes de survie sont les graphes du nombre de survivants (habituellement un graphe logarithmique) en fonction de l'âge. Les courbes de type I s'appliquent aux populations dont les individus vivent majoritairement au-delà de l'espérance de vie moyenne. Les courbes de type II concernent les populations où le taux de mortalité reste constant au travers des classes d'âges. Dans les populations de type III les taux de mortalité sont plus élevés parmi les jeunes.

Une seconde caractéristique des populations concerne leur mode de croissance. Le potentiel de croissance d'une population c'est-à-dire l'augmentation du nombre d'individus est remarquable. Plutôt que d'augmenter par ajout d'un nombre constant d'individus à chaque génération, la population augmente selon un taux constant (même rapport par unité de temps). En d'autres termes, la **croissance** est **exponentielle** (Figure 6.4*a*). Toutes les populations n'ont pas la même capacité de croissance. Plusieurs facteurs influencent le potentiel de reproduction. Parmi eux on peut citer : le nombre de descendants produits, la probabilité de survivre jusqu'à l'âge de la reproduction, la durée de la période de reproduction, le temps mis pour atteindre la maturité sexuelle.

La croissance exponentielle ne peut pas se poursuivre indéfiniment. Les contraintes que le climat, la nourriture, l'espace et d'autres facteurs de l'environnement exercent sur une population constituent ce que l'on appelle la **résistance environnementale** (ou **résistance du milieu**, N. d. T.). La taille de la population qu'un environnement particulier peut supporter est la **capacité de support** (charge biotique maximum N. d. T.), symbolisée par K. Dans ces situations, les courbes sont des sigmoïdes, elles ont une forme en S aplati et la croissance de la population est une **croissance logistique** (Figure 6.4*b*).






(b)

**FIGURE 6.4**

**Croissance exponentielle et croissance logistique de la population.**
(*a*) Dans la croissance exponentielle la population s'accroît selon le même taux par unité de temps (rouge). Une courbe de croissance logistique est le reflet de ressources limitées qui plaçent une limite supérieure à la taille de la population (bleu). A la capacité de support (K) la croissance de la population s'arrête, donnant à la courbe la forme d'un S. (*b*) La population de l'otarie à fourrure (*Callorhinus ursinus*) qui vit sur l'île St Paul en Alaska, a été chassée jusqu'à presque extinction. Depuis 1911 la chasse est bannie et la population s'est reconstruite selon une courbe de croissance logistique qui plafonne à environ 10 000 individus.

## Régulation de la population

Les conditions qu'un animal doit rencontrer pour survivre sont uniques pour chaque espèce. Beaucoup d'espèces ont, toutefois, en commun, le fait que la densité et la compétition affectent leurs populations selon des voies prévisibles.

### *Densité de population*

Les **facteurs indépendants de la densité** influencent le nombre d'animaux d'une population sans tenir compte du nombre d'individus par unité d'espace (densité). Les conditions atmosphériques (le temps qu'il fait) par exemple limitent souvent les populations. Un froid hivernal extrême avec une mince couche de neige dévaste une population de lézards séquestrée sous la litière du sol forestier. Indépendamment de la taille de la population, un certain pourcentage d'individus va mourir de froid. Les activités humaines, comme la construction ou la déforestation, affectent souvent les populations animales de façon similaire.

Les **facteurs dépendants de la densité** ont un effet plus sévère quand la densité de population est élevée (ou parfois très basse). Les animaux manifestent souvent un comportement territorial, utilisant chant et odeurs pour marquer leur territoire de reproduction. Ces actions sont plus prononcées lorsque la densité augmente ; elles sont donc densité-dépendantes. La compétition pour les ressources, la maladie, la prédation et le parasitisme sont d'autres facteurs dépendants de la densité.

## Compétition intraspécifique

La compétition s'installe quand les animaux utilisent les mêmes ressources et, d'une certaine façon, interfèrent les uns avec les autres pour y accéder et se les procurer. La compétition entre membres de la même espèce, appelée **compétition intraspécifique**, est souvent très forte car les besoins des individus d'une espèce sont assez identiques. La compétition peut intervenir sans contact direct entre les individus. Dans d'autres cas, les actions d'un individu affectent directement un autre. Le comportement territorial et l'intervention des individus socialement dominants sont des exemples d'interférence directe.

## Synthèse de la section 6.2

Les facteurs biotiques agissant à l'intérieur d'une population ont une incidence sur la façon dont les populations survivent et croissent, sur la régulation de la croissance de la population et sur la façon dont les membres d'une population entrent en compétition les uns avec les autres lorsque les ressources sont limitées. Dans le cas d'une croissance exponentielle, l'augmentation de taille s'effectue selon un taux constant. Dans le cas d'une croissance logistique, la population atteint une taille maximale déterminée par la capacité de support de l'environnement. Les facteurs indépendants de la densité, comme la température, influencent le nombre d'individus d'une population sans tenir compte de la taille de la population. Les facteurs dépendants comme la nourriture ou l'espace disponible ont un effet déterminant quand la densité de population est élevée.

***Certains animaux produisent une descendance abondante qui requiert peu de soins de la part des parents. Pour d'autres, la descendance est limitée mais exige plus de soins. Quel est le compromis évolutif impliqué dans chaque stratégie ?***

# 6.3 Facteurs biotiques : interactions interspécifiques

## Compétences à acquérir

1. Discuter de la façon dont l'herbivorie, la prédation et la compétition interspécifique influencent les populations.
2. Expliquer la co-évolution.

Les membres d'autres espèces peuvent affecter les caractéristiques d'une population. Les interactions interspécifiques comprennent l'herbivorie, la prédation, la compétition, la co-évolution et la symbiose. Ces catégories artificielles que les zoologistes ont créées, toutefois, ne fixent pas des limites rigides entre les animaux. Les interactions empruntent souvent plusieurs voies. La nature des interactions interspécifiques varie avec la maturité de l'animal, les saisons ou les changements de l'environnement.

## Herbivorie et prédation

Les herbivores se nourrissent de plantes, en coupent des portions sans les tuer. Ils constituent la nourriture des prédateurs, lesquels tuent et mangent les autres organismes. Les interactions entre plantes et herbivores, prédateurs et proies sont complexes et beaucoup de caractéristiques de l'environnement peuvent les affecter. Elles sont décrites, ailleurs, dans le texte.

## Compétition interspécifique

Quand les membres de différentes espèces entrent en compétition pour les ressources, une espèce peut être amenée à se déplacer ou à disparaître, ou bien les espèces partagent la ressource et coexistent.

Le déplacement et l'extinction sont peu documentés, la plupart des études ont montré que les espèces en compétition coexistent le plus souvent. La coexistence intervient quand les espèces utilisent les ressources selon des voies légèrement différentes et quand les effets de la compétition interspécifique sont moins sévères que ceux de la compétition intraspécifique. Mac Arthur a étudié le comportement de cinq espèces de fauvettes qui ont la même chenille comme proie. Elles habitent dans les sapins mais en exploitent des régions différentes. Bien que certaines régions soient chevauchantes, la compétition est limitée et les espèces coexistent (Figure 6.5).

## Coévolution

L'évolution d'espèces écologiquement proches est parfois coordonnée de telle sorte que chaque espèce exerce une forte influence sélective sur une autre. Il y a **coévolution**.

La coévolution peut intervenir quand les espèces sont en compétition pour la même ressource ou dans le cas des interactions prédateur-proie. Dans l'évolution des relations prédateur-proie, par exemple, la sélection naturelle favorise le développement de caractères protecteurs dans les espèces-proies. De façon similaire elle favorise, chez les prédateurs, les caractères qui assurent une meilleure capture et l'immobilisation des proies. Les relations prédateur-proie coévoluent quand un changement vers une plus grande efficacité des prédateurs est contrebalancé par un comportement amélioré d'esquive des proies.

La coévolution est frappante dans les relations entre les plantes à fleurs et leurs pollinisateurs animaux. Les fleurs attirent les pollinisateurs avec une diversité d'adaptations olfactives et visuelles. Les fleurs pollinisées par les insectes (entomogames, N. d. T.) sont généralement jaunes ou bleues car ce sont les longueurs d'onde de la lumière auxquelles les insectes sont les plus sensibles. De plus, les pétales s'arrangent de manière à former des perches qui favorisent l'accès. Les fleurs pollinisées par les colibris (oiseaux-mouches), de façon différente, sont souvent tubulaires et rouges. Ces oiseaux ont un odorat peu développé mais voient très bien le rouge. Leur long bec est une adaptation qui leur permet d'atteindre les parties profondes des fleurs. Leur capacité à effectuer un vol stationnaire fait qu'ils n'ont pas besoin de perche.


Video
Pollinisateurs

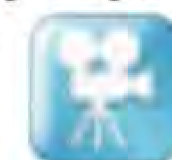
## Symbiose

Quelques-uns des plus beaux exemples d'adaptations dans le cadre de la coévolution sont fournis par les espèces qui vivent en intime association de façon permanente, ce que l'on appelle **symbiose** (Gr. *Sym*, + *bio*, vie). Des interactions de ce type peuvent avoir des conséquences dramatiques pour les membres de l'association. Dans certains cas, l'association est bénéfique pour l'un, nuisible pour l'autre (N. d. T. voir remarque en fin de paragraphe). Dans d'autres cas, les partenaires ne peuvent vivre séparément l'un de l'autre.

Le **parasitisme** est une forme commune de symbiose dans laquelle un organisme vit dans ou sur un autre appelé hôte. L'hôte survit suffisamment longtemps pour que le parasite puisse accomplir un ou plusieurs cycles de vie. Les relations entre un parasite et son ou ses hôte(s) sont souvent complexes. Certains parasites ont un cycle de vie qui implique plusieurs hôtes. L'hôte définitif ou final est celui qui héberge les stades sexuels du parasite. Une femelle fertile dans un hôte définitif peut produire et libérer des centaines de milliers d'œufs durant son temps de vie. Chaque œuf développe un stade immature qui peut parasiter un second hôte. Celui-ci est un hôte intermédiaire dans lequel se déroulent les phases de la reproduction asexuée. Certains cycles parasitaires comportent plusieurs hôtes intermédiaires et plusieurs stades immatures. Le cycle est bouclé lorsque le dernier stade immature accède à l'hôte définitif.

Le **commensalisme** est une relation symbiotique dans laquelle un membre tire bénéfice et l'autre ne trouve ni avantage ni nuisance. La distinction entre parasitisme et commensalisme est souvent difficile à faire dans les situations naturelles. Le devenir de l'hôte dépend de certains facteurs, notamment de son état nutritionnel. Ainsi les relations symbiotiques sont de type commensalisme dans certaines situations, de type parasitisme dans d'autres.

Le **mutualisme** est une relation symbiotique qui bénéficie aux deux partenaires. Les exemples de mutualismes abondent dans le règne animal et beaucoup sont décrits par ailleurs.


Vidéo
Fourmi-chenille
Mutualisme

(N. d. T. : le traducteur reste fidèle au texte de l'ouvrage qui lui a été soumis mais tient à faire remarquer que la définition et le sens donnés au terme de symbiose sont en contradiction avec ce qui est généralement proposé. La symbiose est, fondamentalement, une association **permanente** et à **bénéfices réciproques**. Parasitisme et commensalisme sont des types d'associations hétérospécifiques mais pas des formes de symbiose. À la rigueur le mutualisme peut être assimilé à une forme de symbiose à la différence près qu'il n'est pas obligatoire et que les deux partenaires peuvent mener une vie indépendante).

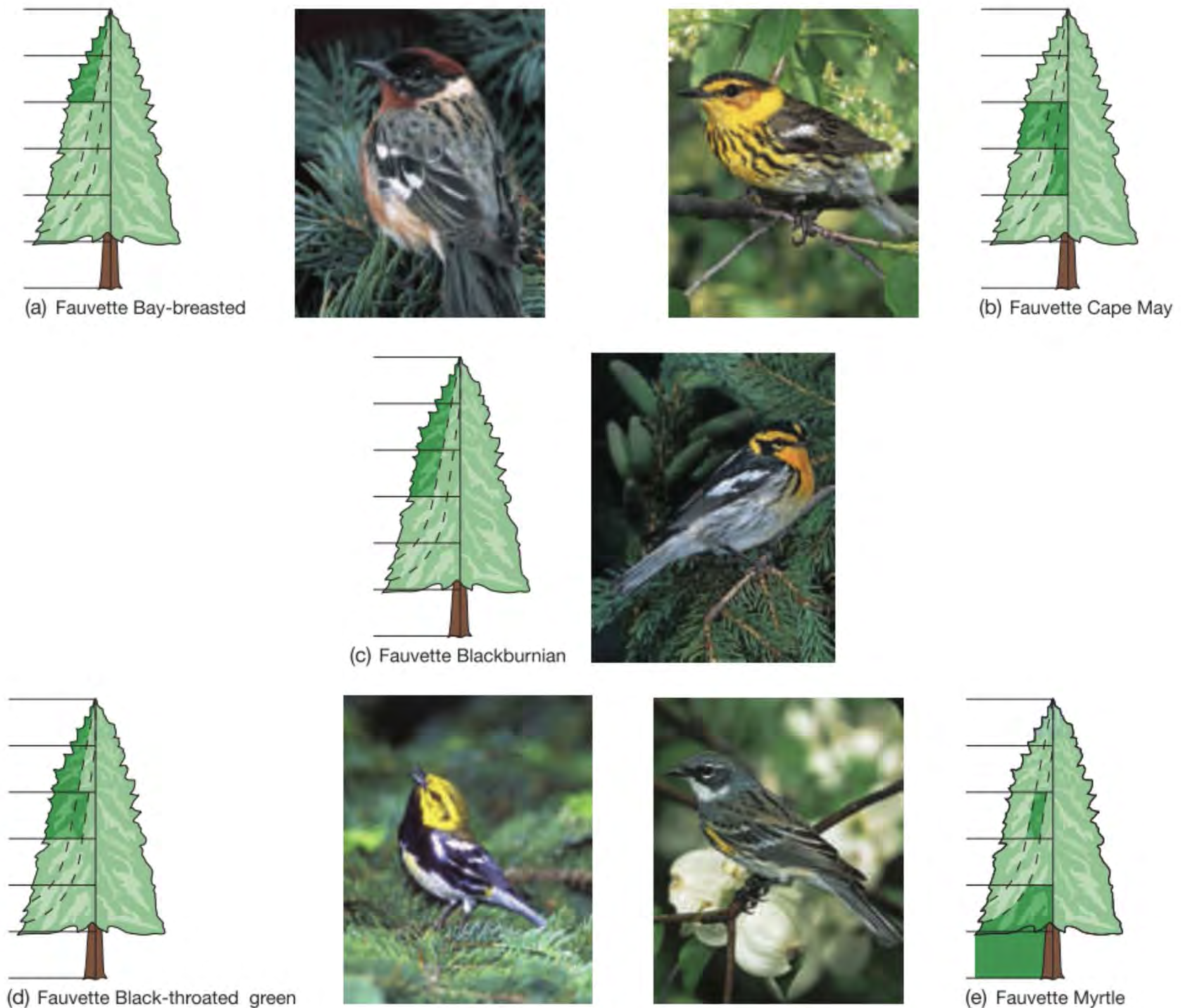



**FIGURE 6.5**

**Coexistence d'espèces compétitives.** Robert Mac Arthur a trouvé que cinq espèces de fauvettes (*a-e*) coexistaient en partitionnant les sapins en régions préférentielles de forage (colorées en vert foncé). (*a*) Fauvette Bay-breasted (*Dendroicxa castanea*). (*b*) Fauvette Cape May (*D. tigrina*). (*c*) Fauvette Blackburnian (*D. fusca*). (*d*) Fauvette Black-throated green (*D. virens*). (*e*) Fauvette Myrtle (*D. coronata*).

## Autres adaptations interspécifiques

Les interactions interspécifiques entre animaux prennent d'autres formes et recouvrent d'autres situations. Le **camouflage** intervient quand les patterns de coloration permettent à l'animal ou à un stade de son développement de se cacher d'un autre animal (Figure 6.6). La **coloration cryptique** (L. *crypticus*, caché) est un type de camouflage dans lequel l'animal prend les patterns de coloration de son environnement de manière à ne pas être vu par d'autres animaux. Le **contre-ombrage** est une forme de camouflage commune aux œufs de grenouille et de crapaud. Les œufs sont pigmentés en sombre à un pôle et non pigmentés à l'autre. Ils ne peuvent être vus par un oiseau ou un autre prédateur qui les regardent par-dessus, ni par un poisson qui les regarde par-dessous et qui ne peut les distinguer de l'interface air-eau brillante.

Certains animaux qui se protègent en étant dangereux ou de goût désagréable adoptent une couleur voyante qui avertit et met en garde. Les bandes blanches de la fourrure des moufettes et les couleurs vives des chenilles vénéneuses délivrent des messages similaires. Ces patterns de coloration sont des exemples de couleur d'avertissement ou **couleur aposématique** (Gr. *apo*, éloigné de + *sematic*, signe).

Ressembler à des animaux voyants peut être aussi avantageux. Le **mimétisme** (L. *mimus*, imiter) par lequel une espèce ressemble à une ou plusieurs autres espèce(s), peut être une forme de protection par ressemblance (Figure 6.7).

### Synthèse de la section 6.3

Les interactions interspécifiques affectent toutes les caractéristiques d'une population. Herbivorie, prédation, et compétition pour la nourriture et l'espace sont susceptibles de limiter la taille de la population et de restreindre son lieu de vie. Les populations animales partagent souvent des aspects de leur histoire évolutive avec d'autres animaux ou des plantes. Les relations coévolutives incluent les interactions symbiotiques et les patterns de coloration des animaux.

***Le parasitisme fait du tort à l'hôte. Dans quelles circonstances l'affaiblissement ou la mort de l'hôte bénéficie-t-il (elle) au parasite ?***



**FIGURE 6.6**

**Camouflage.** Le patron de coloration de ce tigre (*Panthera tigris*) procure un camouflage efficace pour suivre une proie.



**FIGURE 6.7**

**Mimétisme.** Ces six espèces de *Heliconius* sont désagréables au goût pour les oiseaux prédateurs. Un oiseau qui en consomme une quelconque les évitera toutes à l'avenir.

# 6.4 Communautés

## Compétences à acquérir

1. Expliquer le concept de communauté écologique.
2. Expliquer en quoi le concept de niche écologique est précieux pour aider à visualiser le rôle d'un animal dans son environnement.

Toutes les populations vivant dans une aire constituent une **communauté**. Les communautés ne sont pas des mélanges aléatoires d'espèces ; au contraire, elles ont une organisation unique. La plupart des communautés ont des membres qui jouent un rôle important dans la détermination de leurs caractéristiques. Cette importance tient à leur nombre ou leur activité. Par exemple, une communauté de rivière peut avoir une population importante de truite arc-en-ciel qui structure les populations de certains invertébrés dont elle se nourrit. La truite réduit la compétition parmi les espèces proies, leur permettant de partager des ressources similaires. Enlever la truite revient à rendre certaines espèces d'invertébrés dominantes et à ne pas laisser de place à d'autres espèces. La truite contrôle ainsi les caractéristiques de la communauté et porte le nom d'**espèce pivot**.

Les communautés sont aussi caractérisées par la variété des animaux qu'elles renferment. Cette variété est appelée **diversité communautaire (des espèces)** ou richesse. Les facteurs qui induisent une grande diversité comprennent une large variété de ressources, une forte productivité, une stabilité climatique, des niveaux modérés de prédation, des niveaux modérés de perturbation en provenance de l'extérieur de la communauté. Souvent, la pollution réduit la diversité des espèces des écosystèmes.

## La niche écologique

La **niche écologique** est un concept important de la structure communautaire. La niche d'une espèce regroupe toutes les particularités d'un style de vie animale : où il va chercher sa nourriture, ce qu'il mange, où il niche et quelles sont les conditions de température et d'humidité qu'il réclame. La compétition s'installe quand deux niches se chevauchent. La compétition interspécifique restreint souvent les environnements dans lesquels une espèce vit de sorte que la niche actuelle ou réelle est plus petite que la niche potentielle ou fondamentale de l'espèce (Figure 6.8). La balane, *Chthamlalus stellatus*, vit dans les régions rocheuses intertidales peu profondes de Grande Bretagne et d'Irlande. En l'absence de *Semibalanus balanoides*, autre espèce de balane, compétitive, elle s'étend et occupe la région située au-dessous de la limite de la marée basse. En sa présence, elle se restreint à la zone intertidale.

Bien que le concept de niche soit difficile à quantifier, il est très utile pour appréhender la structure de la communauté. Il illustre la tendance qu'ont les membres de la communauté à être complémentaires dans l'utilisation des ressources. Le partage des ressources permet aux espèces compétitives de survivre dans la même communauté. Le concept de niche aide aussi à visualiser le rôle d'un animal dans l'environnement.

## La stabilité communautaire

Comme avec les individus, les communautés naissent et meurent. Entre temps elles changent continuellement. Certains changements sont la conséquence d'évènements climatiques ou géologiques. Les membres de la communauté sont responsables des autres. Dans un modèle, le changement, dirigé par les membres dominants, se déroule selon un processus appelé **succession** (L. *successio*, suivre) (Figure 6.9) dont les voies sont prévisibles. Il débute dans des aires pratiquement dépourvues de vie. La première communauté qui s'établit est la communauté **pionnière**. Sur des milliers d'années les caractéristiques des écosystèmes changent et les communautés se succèdent. Cette succession ou suite de communautés constitue une série ou **sere** (ME *seer*, passer). Chaque stade de la série est appelé **stade sérial**. La succession se déroule parce que les formes de vie dominantes créent des conditions qui leur sont moins favorables mais avantageuses pour celles du stade qui suit. La communauté finale est appelée **climax (communauté du climax)**. Elle est différente des communautés qui précèdent parce qu'elle peut tolérer ses propres réactions (N. d. T. : le climax correspond à une communauté ou biocénose stable en équilibre avec le milieu). Les communautés climaciques ont généralement une structure complexe et une diversité d'espèces élevée.

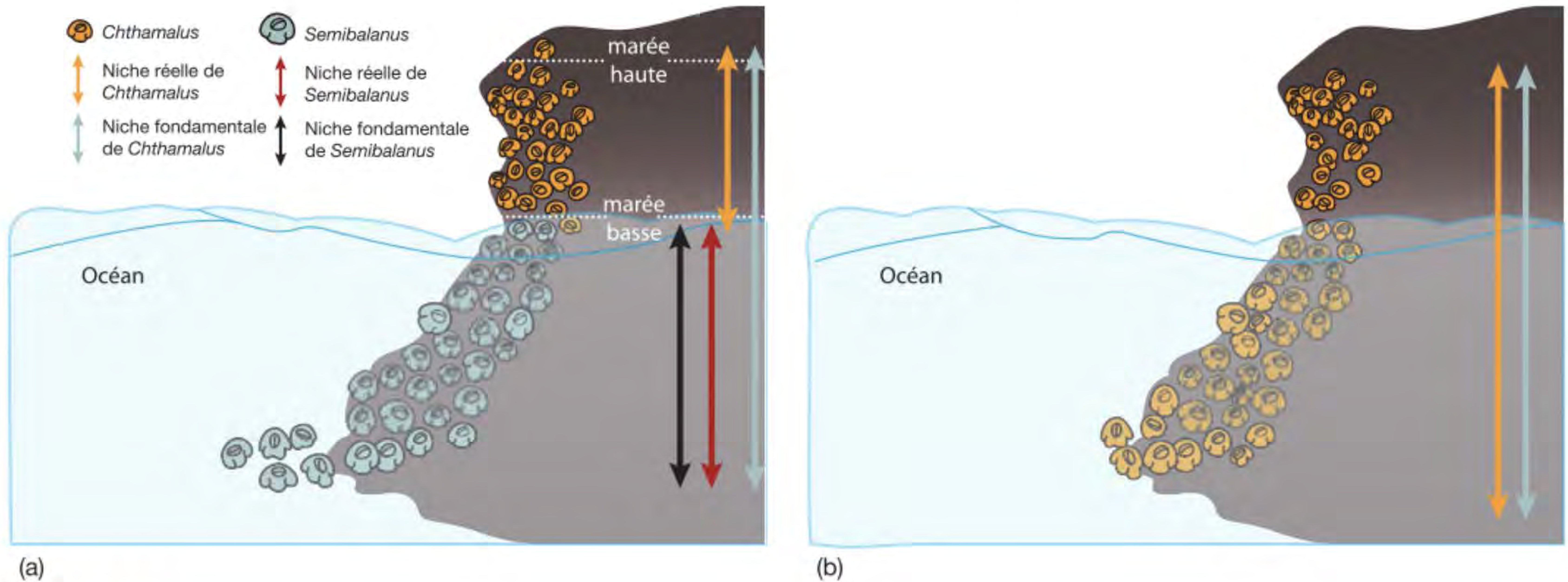



**FIGURE 6.8**

**Compétition interspécifique et partition de la niche.** (*a*) La niche réelle de *Chthamalus* n'inclut pas les habitats situés sous la ligne de marée basse en présence de l'espèce compétitive *Semibalanus balanoides*. (*b*) En l'absence de compétition *Chthamalus stellatus* occupe les habitats situés au-dessus et au-dessous de cette ligne.



**FIGURE 6.9**

**Succession.** Succession primaire sur une dune de sable. L'ammophile est la première espèce à s'établir. Elle stabilise la dune de telle sorte que les arbustes et, éventuellement les arbres, puissent pousser.

D'autres modèles de changement communautaire prennent en considération le fait qu'une communauté non climacique peut persister dans une région parce qu'elle répond à des perturbations récurrentes, aux interactions entre espèces et aux évènements aléatoires. De façon similaire, des changements dans une communauté peuvent résulter de perturbations éparses qui se répètent et rétablissent les caractéristiques de la communauté précédente après la perturbation.

### Synthèse de la section 6.4

Toutes les populations qui vivent dans une aire constituent une communauté. Le concept de niche écologique nous aide à comprendre comment des organismes, qui ont les mêmes contraintes d'habitat, peuvent coexister en fractionnant les ressources. La succession est un processus de changement dans une communauté depuis une jeune communauté pionnière jusqu'à une communauté mature et stable ou climax.

***Pensez-vous qu'il soit possible de décrire complètement la niche pour chaque espèce ? Expliquez.***

## 6.5 Structure trophique des écosystèmes

### Compétences à acquérir

1. Comparer les concepts d'écosystème et de communauté.
2. Utiliser les lois de la thermodynamique pour justifier l'observation selon laquelle les voies énergétiques dans les réseaux trophiques sont courtes.

Les communautés et leur environnement physique constituent des **écosystèmes**. Un fait important dans les écosystèmes est que l'énergie est constamment utilisée et une fois qu'elle quitte l'écosystème, l'énergie n'est jamais réutilisée. L'énergie supporte les activités de tous les organismes dans l'écosystème. Elle entre généralement sous la forme de lumière solaire et est incorporée dans les liaisons chimiques des composés organiques au sein des tissus vivants. La quantité totale d'énergie convertie dans les tissus vivants dans une aire donnée et par unité de temps est appelée **production primaire**. La production primaire supporte tous les organismes d'un écosystème. La masse totale de tous les organismes d'un écosystème est la **biomasse**. Le flux d'énergie traverse l'écosystème avec des pertes sous forme de chaleur au travers des activités métaboliques des producteurs et à différents niveaux des organismes consommateurs.

La succession des organismes parcourus par le flux d'énergie dans l'écosystème est une **chaîne alimentaire**. Une chaîne relativement simple peut ressembler à celle qui suit :

herbe → sauterelle → musaraignes → chouettes

Des interconnections complexes entre chaînes alimentaires ou **réseaux alimentaires**, qui impliquent plusieurs sortes d'organismes,

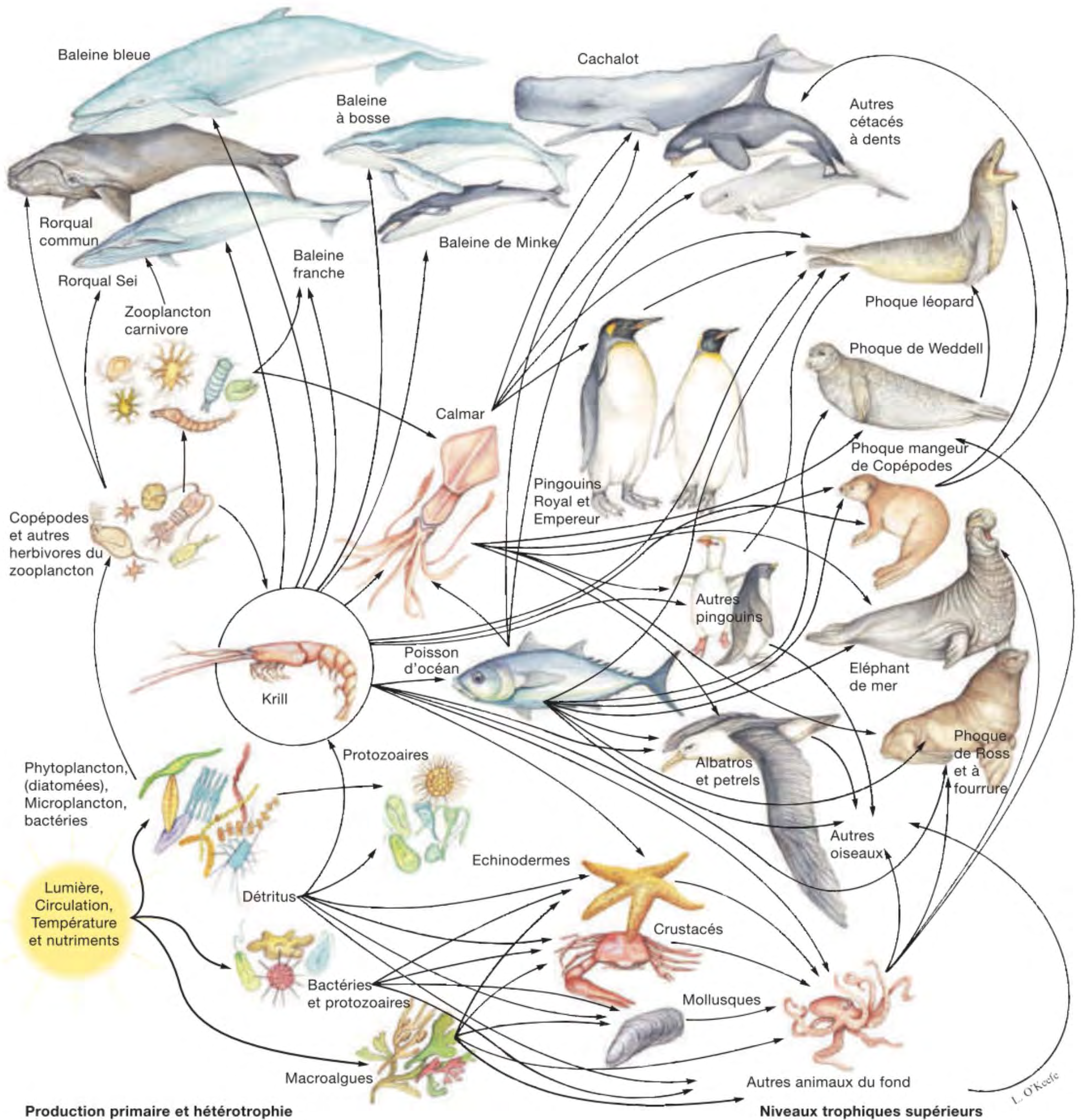



**FIGURE 6.10**

**Réseaux alimentaires.** Un réseau alimentaire de l'antarctique. Les petits crustacés qui composent le krill sont pratiquement à la base de toute la vie dans l'antarctique. Six espèces de cétacés baléinoptères, 20 espèces de calmars, plus de 100 espèces de poissons, 35 espèces d'oiseaux, et 7 espèces de phoques mangent du krill. Le krill se nourrit d'algues, de protozoaires, d'autres petits crustacés et de diverses larves. Pour apprécier l'interconnectivité des réseaux, suivre les multiples voies d'énergie, de la lumière (en bas à gauche), au phoque léopard en passant par le krill.

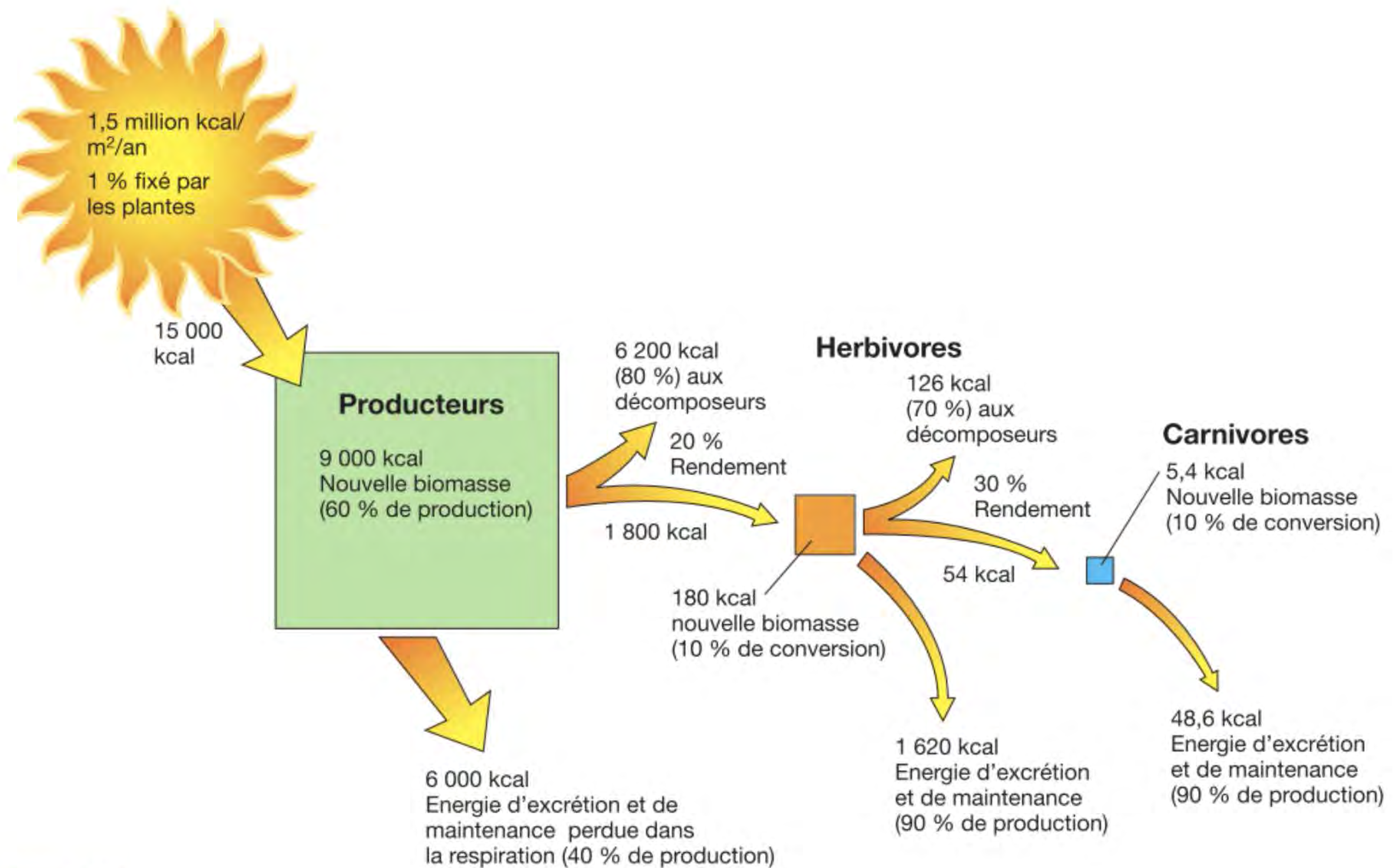



**FIGURE 6.11**

**Flux d'énergie dans les écosystèmes.** Approximativement 1,5 million kcal d'énergie radiante frappe un mètre carré de la surface terrestre chaque année. Les plantes en convertissent moins de 1 % (15 000 kcal /m²/an) en énergie chimique. 60 % de celle-ci est convertie en biomasse nouvelle et 40 % est perdue par respiration. Le niveau trophique des herbivores récupère à peu près 20 % de la production primaire nette, les décomposeurs le reste. Sur les 1 800 kcal qui se déplacent dans le niveau trophique des herbivores, 10 % (180 kcal) sont convertis en biomasse nouvelle et 90 % (1 620 kcal) sont perdus par la respiration. Les carnivores récupèrent 30 % environ de la biomasse herbivore et 10 % sont convertis en biomasse carnivore. Les rendements respectifs de 30 % et 10 % sont conservés dans les niveaux trophiques suivants. Tous ces pourcentages sont des approximations. Les valeurs absolues dépendent de la nature de la production primaire (forêt ou prairie) et des caractéristiques des herbivores et des carnivores (ectothermie ou endothermie).

sont plus réalistes (Figure 6.10). Parce ce que les réseaux peuvent être complexes, il est préférable de regrouper les organismes en fonction de la forme d'énergie utilisée. Ces regroupements sont appelés **niveaux trophiques**.

Les producteurs (autotrophes) synthétisent les composés organiques complexes à partir des substances minérales (comme le carbone, l'azote et le phosphore) et une source d'énergie. Ils forment le premier niveau trophique de la chaîne. Les producteurs les plus familiers sont les plantes vertes qui font la photosynthèse. Les autres niveaux trophiques sont représentés par les consommateurs (hétérotrophes). Les consommateurs se nourrissent d'autres organismes pour obtenir l'énergie. Les herbivores (consommateurs primaires) mangent les producteurs. Certains carnivores (consommateurs secondaires) mangent les herbivores et servent de nourriture à d'autres carnivores (consommateurs tertiaires). Les consommateurs incluent également les nécrophages dont la nourriture est faite de grandes pièces de matière organique morte ou en décomposition. Les décomposeurs attaquent les cadavres et les fèces en réalisant une digestion extracellulaire de la matière organique et en absorbant les produits de la digestion.

L'efficacité avec laquelle les animaux d'un niveau trophique convertissent la nourriture en nouvelle biomasse dépend de la nature de la nourriture (Figure 6.11). Le rendement de la conversion est de l'ordre de 10 % avec une plage de valeurs de moins de 1 % pour quelques herbivores à 35 % pour certains carnivores.

### Synthèse de la section 6.5

Les écosystèmes sont les ensembles formés par les communautés et leur environnement physique. L'énergie s'écoule dans les écosystèmes depuis la lumière du soleil, au travers des producteurs, éventuellement jusqu'aux carnivores des niveaux les plus élevés. Des pertes accompagnent le flux d'énergie car les conversions énergétiques ne sont pas efficaces à 100 %. Des réseaux alimentaires interconnectés de façon complexe représentent les voies du flux d'énergie qui s'écoule au travers des niveaux trophiques de l'écosystème.

***Quelle leçon concernant l'énergie et les écosystèmes est plus importante quand on considère les problèmes écologiques actuels ?***

## 6.6 Cyclisation à l'intérieur des écosystèmes

### Compétence à acquérir

1. Estimer à leur juste valeur les efforts engagés par la communauté pour le recyclage à la lumière du concept d'un cycle biogéochimique.

Vous êtes-vous déjà posé la question de savoir où les atomes de calcium de vos os se trouvaient il y a 100, voire 1 000 ans ? Peut-être étaient-ils dans les os d'un ancien reptile ou dans les sédiments de mers préhistoriques. Contrairement à l'énergie, toute matière est cyclisée de réservoirs non vivants aux systèmes vivants avec retour aux réservoirs de départ. C'est la seconde leçon importante que l'on tire de l'étude des écosystèmes – la matière est recyclée en permanence dans les écosystèmes. La matière dans les écosystèmes est entraînée dans des **cycles biogéochimiques**.

Une substance nutritive est tout élément essentiel pour la vie. À peu près 97 % de la matière vivante est constituée d'oxygène, de carbone, d'azote et d'hydrogène. Les cycles gazeux dans lesquels ces éléments sont impliqués utilisent l'atmosphère ou les océans comme réservoirs. Les éléments comme le soufre, le phosphore et le calcium sont moins abondants dans les tissus vivants que les précédents mais ils sont tout aussi importants dans le support de la vie. Le réservoir non vivant de ces éléments est la terre et les cycles dans lesquels ils sont impliqués portent, plus précisément, le nom de cycles sédimentaires.

Le point de départ le plus intéressant à prendre en considération dans un cycle est celui où la substance nutritive entre dans les systèmes vivants à partir du réservoir (atmosphère ou terre). Dans les cycles gazeux la substance est capturée sous sa forme gazeuse et incorporée dans les tissus vivants. Cette étape est la fixation. Dans les cycles sédimentaires, l'élément est récupéré à partir de l'eau, de la nourriture ou d'autres sources. Une fois incorporé dans les tissus vivants, l'élément est cyclé. En fonction de sa nature, il peut passer du tissu d'une plante à l'herbivore, au carnivore, au décomposeur et rester dans la partie vivante du cycle biogéochimique pendant des milliers d'années ou durant une très courte période. Éventuellement il retourne au réservoir. Dans les conditions idéales, la vitesse de retour est égale à la vitesse des fixations dans les tissus vivants. Comme il sera discuté plus tard, le déséquilibre entre retour et fixation peut entraîner des problèmes écologiques sévères.

Pour comprendre le concept de cycle biogéochimique, étudiez le cycle du carbone représenté dans la Figure 6.12. Le carbone, très abondant sur la terre est donc rarement un facteur limitant. Le cycle de base est relativement simple. Le réservoir de carbone est le dioxyde de carbone ($CO_2$) dans l'atmosphère ou l'eau. Le carbone est fixé dans la matière organique par les autotrophes, généralement au cours de la photosynthèse et entre dans les réseaux alimentaires aquatiques et terrestres. Il retourne au réservoir quand la respiration cellulaire élimine le $CO_2$ dans l'atmosphère ou dans l'eau.

Comme c'est souvent le cas, la voie empruntée est beaucoup plus complexe. Dans les systèmes aquatiques, une partie du $CO_2$ se combine à l'eau pour former de l'acide carbonique ($CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3$). Parce que la réaction est réversible, l'acide carbonique est une source de $CO_2$ pour la photosynthèse des plantes aquatiques lorsque le taux de $CO_2$ dans l'eau décroît. L'acide carbonique peut également libérer le $CO_2$ dans l'atmosphère. Dans les mêmes systèmes, une partie du carbone est fixée sous forme de carbonate de calcium ($CaCO_3$) dans les coquilles des mollusques et les

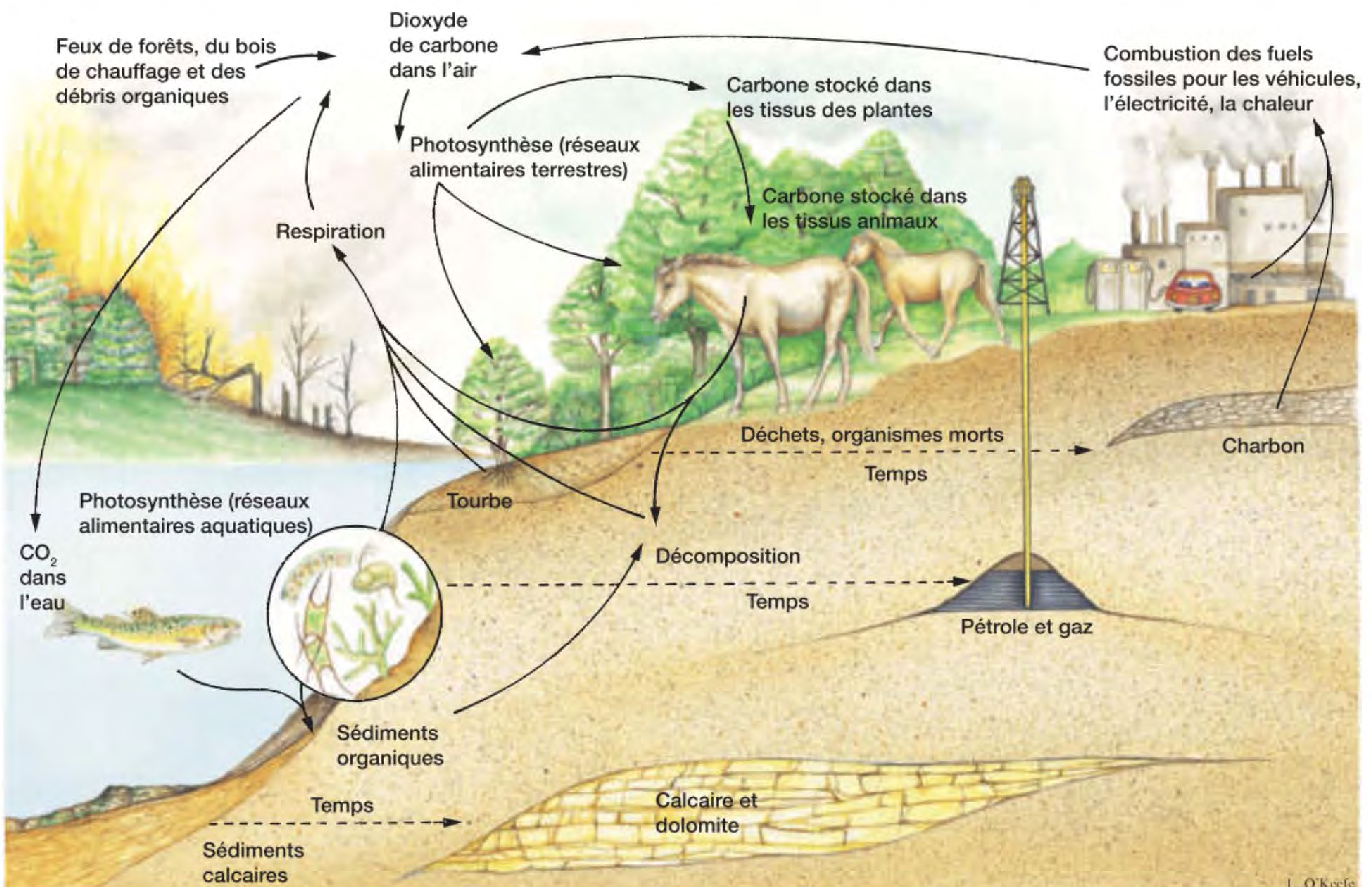



**FIGURE 6.12**

**Cycle du carbone.** Le carbone est entraîné dans un cycle entre son réservoir atmosphérique, les organismes vivants, les fuels fossiles et les formations calcaires.

squelettes des échinodermes. Les accumulations de coquilles et de squelettes sont à l'origine des formations calcaires qui constituent le socle rocheux d'une grande partie des États-Unis. Les soulèvements géologiques, les activités volcaniques et les altérations renvoient ce carbone à la surface de la terre et à l'atmosphère. Le carbone est également séquestré dans les combustibles fossiles. Leur combustion restitue à l'atmosphère de grandes quantités de carbone sous forme de $CO_2$ (*voir Figure 6.12*).

### Synthèse de la section 6.6

La matière est recyclée dans les écosystèmes. Elle est présente en grandes quantités dans un réservoir, généralement l'atmosphère ou la terre. Elle est incorporée dans les tissus vivants, transférée d'un organisme à un autre et éventuellement retourne au réservoir. La matière n'est jamais perdue et quand elle est utilisée revient éventuellement à la surface pour être à nouveau utilisée.

***Pourquoi le recyclage des boîtes en aluminium, le plastique et d'autres matériaux a-t-il un sens à la lumière de ce que vous savez sur les cycles biogéochimiques ?***

## 6.7 Problemes ecologiques

### Compétences à acquérir

1. Comparer les pyramides des âges d'une région développée et d'une région en cours de développement.
2. Expliquer la relation entre surpopulation et déplétion des ressources du monde.

Dans les quelques dernières centaines d'années, les hommes ont essayé de pallier aux besoins et aux désirs de leur population en croissance. Dans la recherche de vies plus longues et meilleures, toutefois, ils ont oublié qu'ils faisaient partie des écosystèmes du monde. Maintenant que vous avez étudié quelques principes généraux de l'écologie, il devient plus facile de comprendre les problèmes écologiques actuellement posés.

### Croissance de la population humaine

Une population humaine en expansion est à la base de tous les problèmes environnementaux virtuels. Les populations humaines, comme celles d'autres animaux, tendent à croître de façon exponentielle. La terre, comme n'importe lequel des écosystèmes qu'elle supporte, a une capacité de support et une fourniture de ressources limitée. Quand la capacité maximale est atteinte, les populations devraient se stabiliser. Si elles ne le font pas de manière à limiter la misère humaine, alors, la guerre, la famine et/ou les maladies vont inévitablement s'accaparer du problème et entrer en jeu.

Qu'est-ce que la capacité de support de la terre ? La réponse n'est pas simple. Elle dépend, en partie, du standard de vie désiré et de la répartition équitable ou non des ressources entre toutes les populations. La population humaine est de l'ordre de 7 milliards d'individus. Tous les environnementalistes sont d'accord pour trouver ce nombre trop élevé si tous les peuples désirent atteindre le niveau d'aisance des régions développées.

Des efforts sont en cours pour infléchir la courbe de croissance, dans de nombreuses régions et des résultats satisfaisants sont déjà obtenus. Un regard sur les caractéristiques d'âge des populations du monde aide à comprendre pourquoi des mesures de contrôle sont nécessaires. La **structure des âges** d'une population montre la répartition respective des individus dans les classes, pré-reproductive, reproductive et post-reproductive. La structure des âges est souvent représentée par une pyramide des âges. La Figure 6.13 montre les pyramides des âges d'une région développée et d'une région en cours de développement. Dans les régions en cours de développement la pyramide a une base large, signe de taux de natalité élevé (N. d. T. nombre élevé de jeunes et populations à croissance rapide). Comme

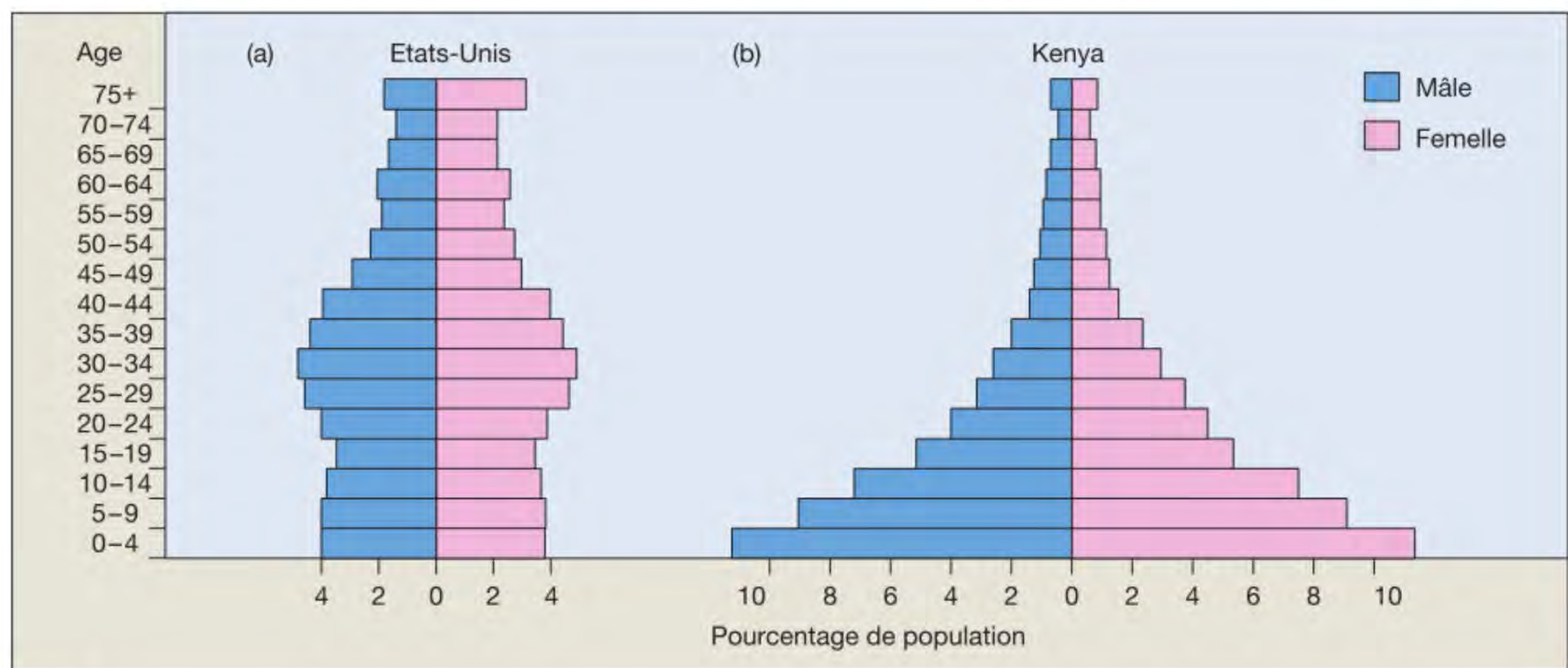



**FIGURE 6.13**

**Pyramides des âges de populations humaines en 1990.** (*a*) Dans les régions développées, la structure des âges est rectangulaire parce que la mortalité est relativement basse pour toutes les classes d'âges. Dans cet exemple l'élargissement de la pyramide dans la tranche 25 à 50 ans s'explique par le « baby boom » intervenu entre 1945 et 1965. (*b*) Dans les régions en cours de développement une plus grande proportion de la population est dans les classes d'âges pré-reproductives. Une forte mortalité compense une natalité élevée et la pyramide est triangulaire. Comme les technologies réduisent la mortalité infantile et prolongent l'espérance de vie, les populations augmentent rapidement.



## Que devons-nous savoir ?

### Mesures à prendre pour atténuer les problèmes globaux

La plupart des lecteurs de ce livre vivent dans des régions tempérées, notamment aux États-Unis. Les problèmes environnementaux auxquels vous devrez faire dans les années futures semblent sans aucun doute immenses – d'autant plus que beaucoup de problèmes ne sont en grande partie pas de votre fait. D'un autre côté, votre vie dans les pays développés a un impact néfaste sur la santé de l'environnement mondial beaucoup plus grand que vous ne le réalisez. On estime qu'un citoyen américain moyen utilise 25 fois plus de ressources qu'un citoyen de pays en voie de développement. Les statistiques montrent que bien que les taux de croissance démographique soient plus élevés dans les pays en voie de développement, une famille dans un pays en voie de développement devrait avoir 50 enfants pour utiliser autant de ressources qu'une famille américaine avec deux enfants. Il y a de nombreux sites sur le World Wide Web qui signalent les problèmes et proposent des solutions. Quelques-uns de ces sites sont mentionnés à la fin de cet encadré. Les 10 points suivants, relativement simples, sont ce que nous pouvons tous faire tout de suite pour réduire l'impact nuisible sur l'environnement à partir de nos façons de vivre :

1. Contactez vos administrations et pressez-les de soutenir la législation environnementale. Les sites internet listés à la fin de l'encadré donnent des informations à jour sur les lois actuellement débattues au niveau national et fédéral. Vous trouverez sur le site Sierra Club des liens vers des événements et des lois pour chaque état des États-Unis.
2. Informez-vous plus. Les sites internet listés fournissent de précieuses informations.
3. Partagez vos connaissances. Faites votre journal local et utilisez d'autres médias traitant de questions environnementales. Les sites internet listés donnent des stratégies afin de diffuser l'information dans les écoles et autres associations.
4. Réduisez votre consommation énergétique domestique. Que vous viviez dans une résidence pour étudiants, un appartement ou une maison vous pouvez réduire votre consommation domestique en énergie. On a estimé que 21 % du réchauffement global est dû à la consommation énergétique domestique. Utilisez des ampoules fluorescentes compactes ; déconnectez les chargeurs quand ils ne sont pas utilisés ; utilisez des multiprises pour arrêter la consommation d'énergie par les ordinateurs, les TV, les consoles de jeux et les autres appareils électroniques lorsqu'ils ne sont pas utilisés ; baissez le thermostat et installez des thermostats programmables. Vous trouverez beaucoup d'autres idées sur les sites internet.
5. Conduisez une voiture écologique. Le choix d'une voiture est probablement la décision la plus importante que vous serez amené à prendre. Si vous conduisez 12 000 miles par an (1 mile = 1609 m) et si vous consommez 1 gallon (environ 4 litres ) pour 10 miles, vous ajoutez 13,6 tonnes de gaz à effet de serre dans l'atmosphère et dépensez 3600 dollars en essence (en supposant que 1 gallon coûte 3 dollars). Si vous consommez 1 gallon pour 30 miles effectués, vous ajoutez 4,5 tonnes de gaz à effet de serre dans l'atmosphère et dépensez 1200 dollars. Enfin, si vous consommez 1 gallon pour 50 miles vous n'ajoutez que 2,7 tonnes de gaz à effet de serre dans l'atmosphère et ne dépensez que 720 dollars.
6. Conduisez écologiquement. Ne chargez pas votre voiture. Pour chaque 100 livres (45,5 kilogrammes) de poids supplémentaire, vous augmentez votre consommation de 2 %. Ralentissez et évitez les accélérations et les freinages brusques. Conduire 5 miles par heure au-dessus de la limitation de vitesse diminue de 6 % les économies d'essence. Des accélérations et des freinages brusques gaspillent 125 gallons d'essence (500 litres !) par an.
7. Entretenez votre voiture. Vérifier la pression des pneus et les émissions du véhicule économise le carburant et réduit les émissions.
8. Marchez, faites du vélo ou pratiquez le co-voiturage.
9. Planifiez. Réduisez le nombre de déplacements en automobile, pour les courses par exemple. Des achats en gros diminuent la fréquence des déplacements. Acheter des produits locaux est habituellement plus écologique.
10. Recyclez. Faites quelques pas de plus pour utiliser des containers de recyclage. Le recyclage diminue de 70 à 90 % la consommation d'énergie et la pollution par rapport à la fabrication de nouveaux matériels à partir de ressources brutes. Le site internet Environmental Defense Fund a un outil, le « paper calculator » qui permet d'évaluer quel bénéfice pour l'environnement amène l'utilisation de papier recyclé. L'utilisation de 100 tonnes de papier photocopié recyclé économise 56 livres d'ordures

(Suite)

ménagères, 430 gallons d'eau usée, 105 livres de gaz à effets de serre et un peu plus d'un million de BTU (British thermal unit) d'énergie.

Sites Internet

www.earthday.net Earthday Network website.

www.edf.org Environmental Defense Fund website. Offre des outils pour calculer le bénéfice environnemental de l'utilisation de papier recyclé et votre empreinte carbone.

www.prb.org Population Reference Bureau ; offre des statistiques de population, des liens éducatifs et beaucoup d'autres informations.

www.sierraclub.org Sierra Club website ; donne des liens vers les événements et la législation environnementale dans votre état ou votre région.

www.ucsusa.org Union of Concerned Scientists website.

www.worldpopulationbalance.org World Population Balance se consacre à l'éducation des populations.

www.350.org 350.org est une organisation à action politique fondée par Bill McKibben pour chercher des solutions au changement climatique.

dans beaucoup de populations naturelles, une mortalité infantile élevée compense cette forte natalité. Toutefois qu'arrive-t-il quand des régions en cours de développement commencent à accumuler des technologies qui réduisent la mortalité pré-reproductive et prolonge la vie des personnes âgées ? À moins que les pratiques reproductives changent, il y a explosion de la population.

La *United Nations population* division prévoit que la population actuelle de 7 milliards devrait atteindre 9,3 milliards en 2050 et 10,1 milliards en 2100. Cette croissance devrait intéresser principalement les régions à fertilité élevée : 39 en Afrique, 9 en Asie et d'autres disséminés autour du globe. Les populations dans ces régions devraient plus que tripler et passer de 1,2 milliard en 2012 à 4,2 milliards en 2100. Dans les régions à fertilité intermédiaire, États-Unis, Mexique, Inde et quelques autres, la croissance devrait être modérée. Les populations devraient augmenter de 2,8 milliards à 3,5 milliards d'individus durant la même période. Les régions dont la fertilité est faible devraient subir un déclin. Cela concerne la plupart des pays d'Europe, quelques régions d'Asie (incluant la Chine), l'Australie, le Canada et le Brésil. Les populations chuteraient de 2,9 à 2,4 milliards. Les raisons de la plus faible fertilité de ces régions sont complexes et comprennent des stratégies de plannings familiaux très contraignantes en Chine et des programmes gouvernementaux de stérilisation au Brésil. La Chine, avec 1,3 milliard d'habitants reste encore le pays le plus peuplé mais l'Inde, avec 1,2 milliard d'habitants et un taux de croissance plus élevé (1,4 % versus 0,5 % par an) devrait la dépasser en 2015. Les États-Unis, avec 310 millions d'habitants et un taux de croissance de 0,9 % par an est la troisième région la plus peuplée du monde. La moindre variation dans les valeurs estimées de la fertilité pourrait causer une augmentation ou une diminution dramatique de ces prévisions, et, comme cela est discuté dans le paragraphe qui suit, notre planète a du mal à supporter la charge que représente la population mondiale actuelle.

## Les ressources de la Terre : trop importantes pour faire faillite ?

Johan Rockstrome du *Stockholm Resilience Center* de Suède et d'autres scientifiques des États-Unis, d'Europe et d'Australie ont pris en considération les systèmes physiques et biologiques de notre planète et ont identifié un ensemble de processus environnementaux qui pourraient interférer avec la capacité de la Terre à subvenir aux besoins de notre population. Ces processus sont la perte de la biodiversité, le cycle de l'azote, le cycle du phosphore, le changement climatique, l'exploitation de la terre, l'acidification océanique, l'exploitation de l'eau douce et la déplétion en ozone.

### *Biodiversité*

La variété des organismes vivant dans un écosystème est appelée **biodiversité**. Personne ne connaît le nombre d'espèces dans le monde. Environ 1,6 million d'espèces ont été décrites mais les taxonomistes estiment qu'il y en a plus de 30 millions. Parce que beaucoup d'entre elles sont invisibles, passent inaperçues, la biodiversité ne peut être appréciée à la hauteur des services qu'elle rend. Les forêts retiennent le flot des eaux et recyclent $CO_2$ et substances nutritives. Les insectes pollinisent les récoltes et contrôlent les insectes nuisibles et les organismes subméditerranéens favorisent la fertilité des sols par la décomposition. Beaucoup d'espèces non décrites pourraient, une fois étudiées, s'avéraient être de nouvelles récoltes alimentaires, de nouvelles fibres, des substituts du pétrole et des produits à usage médical. Toutes ces fonctions requièrent, en plus des groupes en place, l'intervention de nouvelles populations, de grande taille, saines et vigoureuses. Les populations de grande taille sont les seules à favoriser la diversité génétique susceptible d'assurer la survie face aux changements de l'environnement.

La biodiversité de toutes les aires naturelles du monde est menacée. La menace principale est la destruction de l'habitat occasionnée par l'expansion des populations humaines. Souvent, il s'agit de la conversion d'aires naturelles en aires à usage agricole, avec substitution des espèces natives par des plantes pour récoltes. La perte de l'habitat déplace par milliers plantes et animaux natifs. Quelques-unes des aires naturelles les plus menacées sont les forêts naturelles humides, les marais côtiers et les récifs coralliens. Les forêts tropicales humides sont, parmi elles, celles qui ont fait l'objet de plus d'attention. Elles couvrent seulement 7 % de la surface des terres mais contiennent plus de 50 % des espèces du monde. Elles ont été rapidement détruites, principalement pour la production agricole. Une surface de près de 76 000 $km^2$ est éclaircie chaque année (une aire aussi large que le Costa Rica) (Figure 6.14, *voir Figure 1.5*). La perte de la forêt s'accompagne de la perte de milliers d'animaux de la forêt et du sol. À ce rythme de destruction, la plupart des forêts tropicales humides disparaîtront au cours de ce siècle.

Le challenge dans la préservation de la biodiversité restante est de promouvoir une conservation qui soit attractive économiquement et culturellement. Le gouvernement du Costa Rica met en place un système de rémunération des propriétaires ruraux pour la préservation des services écosystémiques incluant les compensations carbone (N. d. T. compensations pour les émissions de gaz à effet de serre), la puissance de l'eau, la conservation de la biodiversité, la beauté des paysages pour l'écotourisme. La Chine, la Colombie et l'Afrique du Sud initient des programmes d'écocompensation qui



**FIGURE 6.14**

**Déforestation tropicale.** Une érosion sévère suit rapidement l'élimination de la forêt tropicale humide au Belize (petit état d'Amérique centrale mitoyen du Guatemala N. d. T.). Les forêts sont souvent coupées et brûlées pour libérer la terre et la rendre disponible pour l'agriculture, et cela conduit à une perte de biodiversité.

récompensent la conservation et la restauration. Ce sont des modèles qui doivent être élargis pour permettre aux gouvernements, corporations et communautés de construire leurs économies et maintenir la biodiversité.

## *L'azote et le phosphore*

Ce sont des éléments nutritifs qui, comme le carbone, accomplissent un cycle. Le réservoir d'azote est dans l'atmosphère, celui du phosphore dans la terre. Les deux éléments sont des engrais qui promeuvent la croissance des algues dans les lacs, les rivières et les océans. L'épanouissement et la mort des algues contribuent à la déplétion de l'oxygène dans les environnements aquatiques qui deviennent inhabitables pour beaucoup d'espèces animales. Les pollutions par l'azote et le phosphore ont pour origines l'usage des engrais, les écoulements de l'agriculture, et les pollutions induites par les animaux concentrés dans des zones pour des opérations de nutrition (CAFOs) (N. d. T. pour Concentrated Animal Feeding Operation). L'utilisation de fuels à base d'alcool issu de grains de maïs, a l'avantage de réduire l'exploitation des combustibles fossiles mais, par contre, elle a augmenté la charge en azote dans la partie basse de la rivière Mississipi jusqu'au golfe du Mexique de 30 à 40 %. Les cultures sans labour, les cultures en terrasse, le traitement des effluents des CAFOs, le fait de manger moins de viande et l'utilisation de biofuels alternatifs ne pourront réduire de façon drastique la pollution à l'azote et au phosphore.

## *Changement climatique et acidification océanique*

D'après le *Fourth Assessment Report by the Intergovernmental Panel on Climate Change* (2007) la température globale de la surface de la terre a augmenté de 0,74 °C durant le siècle dernier, avec un changement plus important depuis 1950. Une augmentation située entre 1,4-6,4 °C est prévue au cours de ce siècle. Ce changement est le résultat d'une accumulation des gaz à effet de serre, dans l'atmosphère, principalement le $CO_2$, en raison de la combustion des combustibles fossiles. Les conséquences du changement climatique comprennent la fonte des glaciers, la perte des couvertures glacées polaires, la rupture dans les fournitures en eaux douces, l'expansion des déserts, et l'altération des conditions météorologiques régionales.

L'acidification océanique est associée au changement climatique. L'augmentation du $CO_2$ dans l'atmosphère augmente la quantité de $CO_2$ qui se dissout dans l'eau et forme l'acide carbonique. Les eaux océaniques ont un pH naturel de 8,2. Il atteint maintenant 8,0 et continue de diminuer. Une forme de carbonate de calcium, l'aragonite, est utilisée par beaucoup d'animaux marins, coraux, échinodermes, mollusques et crustacés, par exemple, pour édifier leurs coquilles et squelettes. L'augmentation de l'acidité diminue la capacité à utiliser le carbonate de calcium dans la formation de ces pièces ou augmente la vitesse de dissolution du carbonate de calcium qu'elles renferment. Quelle que soit la voie, la calcification des espèces est affectée.

Changement climatique et acidification océanique sont des sous-produits de notre dépendance aux fuels fossiles. Les États-Unis et le Canada ont une moyenne annuelle de consommation d'énergie par habitant qui est plus du double de celle des pays les plus riches de l'union européenne. La Chine, avec son 1,3 milliard d'habitants, est devenue le pays le plus émetteur de $CO_2$ du monde (environ 24 % de l'émission totale). Les émissions de $CO_2$ dérivées du fuel fossile excédaient 32 milliards de tonnes (1 tonne = 1 000 kg) en 2010.

Les appels récents pour renouveler les sources d'énergie alternative se heurtent à des obstacles insurmontables. Les États-Unis tirent 88 % de cette énergie du charbon, du pétrole et du gaz naturel. À l'échelle du monde les autres sources énergétiques utilisées sont représentées par l'éthanol et le biodiésel (0,5 % de l'utilisation énergétique totale), le vent (2 %), la force hydrique (2 %) et le photovoltaïque (énergie solaire) (moins de 0,05 %). Le pouvoir de génération des réacteurs nucléaires couvre 13 % de la production énergétique. Cela demande des efforts héroïques pour réduire notre dépendance vis-à-vis des combustibles fossiles et s'engager vers d'autres sources renouvelables. L'Allemagne, les États-Unis et d'autres pays se sont fixé comme but de les utiliser à hauteur de 18 à 35 % dans les 10 à 15 années prochaines. Un des plus grands problèmes des États-Unis est la construction de lignes de transmission est-ouest requises pour la transmission de l'électricité sur de longues distances. La construction de super-réseaux capables de transporter l'énergie de régions qui sont sûrement ensoleillées ou ventées demanderait des années. D'autres suggestions sont proposées pour réduire la pollution par le $CO_2$, par exemple la capture du carbone et sa séquestration dans les sols ou d'autres réservoirs. Les technologies qui permettraient la séquestration du carbone sont encore à l'état d'ébauches et ne sont pas encore testées.




## ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

### La fauvette de Kirtland (*Dendroica kirtlandii*)

**STATISTIQUES VITALES**

**Classification :** Phylum des Chordés, classe des oiseaux, ordre des passeriformes

**Localisation :** Partie basse du nord de la péninsule du Michigan

**Habitat :** Peuplements de pins gris de 2 à 6 m de hauteur

**Nombre restant :** 400

**Statut :** En danger

**HISTOIRE NATURELLE ET STATUT ÉCOLOGIQUE**

La fauvette de Kirtland est un petit oiseau qui se reproduit au Michigan (Figure 6.1 de l'encadré) et hiverne aux Bahamas et d'autres îles des Caraibes. Elle est de couleur bleu-gris avec un poitrail jaune et des stries noires sur le dos. Le mâle a un masque noir (Figure 6.2 de l'encadré). Elle se nourrit d'insectes, de résine des pins, d'herbe et de baies.

Durant la période de reproduction à la fin du printemps et au début de l'été, le chant bruyant et pratiquement continuel de la fauvette s'entend sur une distance de 0,5 km. Elle niche sur le sol dans les peuplements de pin gris de plus de 80 acres de surface (N. d. T. l'acre est une mesure agraire ancienne qui correspond à peu près à 52 ares ; l'are correspond à cent mètres carrés) et renfermant des arbres hauts de 2 à 6 m. Un peuplement de pins gris est complètement établi 9 à 13 ans après une destruction par le feu. Les fauvettes abandonnent les peuplements d'arbres âgés, car les branches basses des arbres devenus trop hauts ne peuvent plus former une couverture protectrice. Chaque femelle pond entre quatre ou cinq œufs et les deux parents ont la responsabilité de nourrir les jeunes poussins. En



**FIGURE 6.1** **Aire de reproduction de la fauvette de Kirtland (*Dendroica kirtlandii*).**




**FIGURE 6.2** **Mâle de fauvette de Kirtland (*Dendroica kirtlandii*).**

septembre tous les oiseaux sont prêts pour la migration en direction des îles Bahama.

Le contrôle du feu et la destruction de l'habitat sont les menaces principales pour la fauvette de Kirtland. Le besoin d'un habitat très spécifique signifie que le moindre changement peut interrompre les activités de nidation. La reproduction des pins gris dépend du feu qui provoque l'ouverture des cônes et la libération des graines. Les mesures que l'homme a prises pour le contrôle des feux ont empêché le brûlage des vieilles forêts de pins gris et en conséquence l'établissement de jeunes forêts dont les fauvettes ont besoin pour leurs activités de reproduction.

Les vachers représentent une autre menace. Ces passereaux sont souvent appelés parasites de nichée car ils déposent leurs œufs dans les nids d'autres oiseaux et ne s'occupent pas des jeunes. Les parents du nid parasité incubent les œufs des vachers avec les leurs. Comme les œufs de vachers se développent plus rapidement ils éclosent précocement et leurs poussins, de grande taille, sont nourris en priorité. Ils poussent hors du nid les poussins de l'hôte. Ce parasitisme a contribué à placer les fauvettes de Kirtland en situation d'espèce en danger.

Des efforts importants sont entrepris pour sauver la fauvette de Kirtland. Coupe, incendie et plantation restaurent les habitats de pins gris. Un contrôle plus strict de l'expansion humaine, de l'intrusion de l'homme dans les forêts de pins gris pendant la période de reproduction et des mesures ciblées sur les vachers parasites aident au maintien et à la reprise de l'espèce menacée. Le piégeage des vachers a commencé en 1974 et s'est traduit par une amélioration de la nidification de la fauvette. Des recensements effectués au printemps montrent que le nombre de mâles (reconnaissables à leur chant) est passé de 200 en 1990 autour de 1000 dans les années plus récentes. Les zoologistes ont appris beaucoup sur les conditions d'hivernage auxquelles font face les fauvettes. Les scientifiques du Michigan ont établi un partenariat avec ceux des Bahamas pour coordonner les efforts de restauration.

## *Utilisation de la terre et de l'eau douce*

Nous utilisons 35 % de la surface de la terre ferme pour l'agriculture, et l'expansion de l'agriculture est une motivation pour en éclaircir encore plus. L'étalement urbain, l'émergence d'une cité et de sa banlieue dans la campagne environnante font pression sur les terres agricoles et les aires naturelles. Cela a plusieurs conséquences négatives : augmenter notre dépendance vis-à-vis des automobiles, une inflation des coûts pour le transport public, le coût élevé de

l'infrastructure par personne, l'utilisation élevée par personne de l'eau et de l'énergie, et la destruction de l'habitat. La zonation, des pratiques agricoles plus efficaces, une distribution plus efficace de la nourriture, une réduction de la consommation de viande dans les nations riches pourraient aider à préserver notre terre ferme.

À l'échelle mondiale nous tirons annuellement 2 600 km$^3$ d'eau douce des rivières, des lacs et du sol. L'irrigation représente 70 % de cette utilisation, l'industrie 20 % et l'utilisation domestique 10 %. Beaucoup de sources d'eau sont en cours d'assèchement. Le Colorado en est un exemple. La partie basse de son lit est généralement à sec et le fleuve n'atteint plus l'océan pacifique. Des améliorations dans la gestion de l'eau incluent, une utilisation plus large de l'irrigation goutte à goutte (N. d. T. microirrigation ou irrigation localisée), une plus grande précision dans l'irrigation par arrosage et la surveillance minutieuse de l'humidité du sol. Changer les méthodes de refroidissement des plantes par l'eau par la technologie qui utilise l'air, remplacer les vieux appareils, les toilettes, les pommeaux des douches par d'autres plus efficaces sont des améliorations relativement faciles.

## *Déplétion en ozone*

L'ozone ($O_3$) dans la stratosphère filtre les radiations UVB du soleil. L'ozone nous protège des cancers de la peau et des cataractes. La présence de fluorocarbones chlorés (CFCs) dans les aérosols, les conditionneurs d'air, et les réfrigérateurs a été bannie par le Protocole d'Accord de Montréal que 195 nations ont signé. La concentration des CFCs atmosphériques a atteint un pic en 1994 puis a chuté, et le trou d'ozone Antarctique s'est rétréci. Il est prédit que la couche d'ozone sera restaurée sur l'Antarctique entre 2050 et 2100. Une surveillance continue est toutefois nécessaire. Malheureusement, les hydrofluorocarbones (HFCs) qui ont remplacé les CFCs, même s'ils ne détruisent pas la couche d'ozone, sont des gaz à effet de serre qui peuvent contribuer au changement climatique.

Les paragraphes précédents ont décrit brièvement de sérieux problèmes environnementaux et les premières solutions qui ont été proposées pour promouvoir la restauration de l'écosystème. Plusieurs savants les jugent insuffisantes. Ils maintiennent qu'un nouveau modèle de croissance économique doit être mis en place afin que notre planète puisse survivre. Bill McKibben, du *Middle College Middlebury*, *Vermont* est co-fondateur du groupe d'action pour le climat 350.org. Il maintient que notre planète ne peut pas survivre plus longtemps en utilisant le modèle courant de croissance économique qui propose, pour résoudre les problèmes, des systèmes économiques encore plus lourds et plus complexes. Il croît que notre planète est au bord de l'effondrement, est un monde fondamentalement différent qu'il nomme « Eaarth ». Plus lourd et plus complexe n'est pas synonyme de meilleur sur le long terme, dit-il. À la place, c'est un nouveau modèle qui doit être imaginé, ciblé sur des économies durables et localisées. Il voit un futur totalement différent du passé.


Video
Echauffement global


Animation
La faim dans le monde

## Synthèse de la section 6.7

Notre terre doit faire face à d'importants problèmes écologiques qui prennent racine dans la surpopulation humaine. Les régions en cours de développement comprennent une forte proportion d'individus dans la classe reproductive et une alimentation et une protection médicale améliorées ont conduit à une explosion de la population. La population mondiale devrait atteindre 10,1 milliards d'habitants en 2100. La surpopulation a taxé les ressources de la terre. La perte de biodiversité, le recyclage de l'azote et du phosphore, le changement climatique, l'exploitation de la terre ferme, l'acidification des océans, l'exploitation de l'eau douce et la déplétion en ozone créent de gros problèmes auxquels les sociétés doivent faire face pour sauvegarder la survie des populations humaines.

***Qu'est-ce qui, si quelque chose il y a, est encourageant suite à la discussion précédente sur nos problèmes écologiques ?***

# Résumé

**6.1 Les animaux et leur environnement abiotique**

Plusieurs facteurs abiotiques déterminent l'endroit où un animal peut vivre. Les animaux ont une plage de tolérance et une plage d'optimum pour les facteurs de l'environnement.

L'énergie nécessaire pour la vie de l'animal provient de la consommation des autotrophes ou d'autres hétérotrophes. L'énergie est dépensée dans les fonctions d'excrétion, de maintenance et de production.

Température, eau, lumière, géologie et nature des sols sont d'importants facteurs abiotiques de l'environnement qui influencent les modes de vie des animaux.

**6.2 Facteurs biotiques : Les populations**

Les populations animales changent de taille au cours du temps. Les changements peuvent être caractérisés en utilisant des courbes de survie.

Les populations animales croissent de façon exponentielle jusqu'à ce que la capacité de support de l'environnement soit achevée, point où les contraintes comme la nourriture, les facteurs chimiques, le climat et l'espace restreignent la croissance de la population.

**6.3 Facteurs biotiques : Interactions interspécifiques**

Les interactions interspécifiques influencent les populations animales. Ces interactions comprennent l'herbivorie, les interactions prédateur-proie, la compétition interspécifique, la coévolution, le mimétisme et la symbiose.

**6.4 Communautés**

Toutes les populations vivant dans une aire constituent une communauté.

Les organismes ont des rôles dans leur communauté. Le concept de niche écologique aide les écologistes à visualiser ces rôles.

Les communautés changent souvent selon des voies prévisibles. Les changements successifs conduisent généralement à un état stable, le climax.

**6.5 Structure trophique des Ecosystèmes**

L'énergie dans un écosystème n'est pas recyclable. L'énergie qui est fixée par les producteurs est éventuellement perdue sous forme de chaleur.

**6.6 Cyclisation à l'intérieur des écosystèmes**

Les éléments nutritifs sont cyclisés à travers les écosystèmes. Ils sont importants pour la vie d'un organisme (C, N, H, O, P, S) et sont constamment utilisés, libérés et réutilisés dans l'écosystème. Les cycles impliquent des mouvements de matériel des réservoirs non vivants dans l'atmosphère ou la terre vers les systèmes biologiques puis retour aux réservoirs.

**6.7 Problèmes écologiques**

La croissance de la population humaine est virtuellement à l'origine de tous les problèmes environnementaux. Le fait d'essayer de maintenir les habitants au niveau de vie standard trouvé dans les régions développées a entraîné la pollution de l'air et de l'eau et la déplétion des ressources.

La perte de biodiversité, le recyclage de l'azote et du phosphore, le changement climatique, l'exploitation de la terre, l'acidification des océans, l'exploitation de l'eau douce et la déplétion de l'ozone sont les grands problèmes auxquels les sociétés doivent faire face pour sauvegarder la survie des populations humaines.

## Questions de révision sur les concepts

1. Dans le budget énergétique d'un animal, l'énergie brute initialement capturée comprend toutes les formes d'énergie suivantes sauf une. Quelle est cette exception ?
   a. Énergie assimilée pour des fonctions comme le pompage du sang, les échanges gazeux et la contraction musculaire : c'est l'énergie de maintenance.
   b. Énergie assimilée dans la croissance, l'accouplement et les soins aux jeunes : c'est l'énergie de production.
   c. Énergie qui reste après que les deux formes précédentes aient été utilisées : c'est l'énergie de stockage.
   d. Énergie perdue dans les voies de l'excrétion : c'est l'énergie d'excrétion.
2. Parmi les états suivants lequel correspond à une période d'inactivité durant laquelle un animal peut résister à une sécheresse prolongée ?
   a. Torpeur
   b. Hibernation
   c. Sommeil hivernal
   d. Estivation
3. La plupart des poissons qui pondent des milliers d'œufs en un seul événement de reproduction ont une courbe de survie de type
   a. I
   b. II
   c. III
   d. IV
4. Une association hétérospécifique dans laquelle un membre retire un bénéfice et l'autre ni aide ni désagrément est appelée
   a. parasitisme.
   b. mutualisme.
   c. commensalisme.
   d. mimétisme.
5. Le rendement de la conversion de la biomasse entre les différents niveaux trophiques d'un écosystème est de
   a. 50 %.
   b. 25 %.
   c. 10 %.
   d. 1 %.

## Questions d'analyse et d'application

1. En supposant une population comportant 10 individus au départ, un temps de doublement de un mois, et l'absence de mortalité, au bout de combien de temps cette population comprendra-t-elle 10 000 individus ?
2. Laquelle des stratégies suivantes est-elle énergétiquement la plus efficace pour l'enrichissement en protéines animales des régimes humains ?
   a. Nourrir avec de la viande des vaches élevées au grain dans des parcs d'engraissement ou avec de la viande de vaches élevées dans les prés.
   b. Nourrir avec des sardines et des harengs ou avec des sardines et des harengs transformés pour confectionner les repas à base de poisson utilisés pour élever la volaille propre à la consommation.
3. Expliquez pourquoi la biomasse présente à un niveau trophique de l'écosystème décroît lorsqu'on atteint les niveaux plus élevés.
4. Considérez la pyramide des âges de la Figure 6.13. Puis réfléchissez sur la discussion concernant la croissance de la population humaine des pages 101-103.
5. À quoi ressembleraient les pyramides des âges de régions à fertilité élevée, fertilité intermédiaire et fertilité faible ? Quels sont les problèmes de la structure des âges qui doivent être surmontés dans les sociétés à faibles taux de fertilité (fécondité) ?

# 7

# Classification animale, phylogénie et organisation



## Plan du chapitre



Les biologistes ont identifié environ 1,6 million d'espèces dont plus des trois-quarts sont des espèces animales. Beaucoup de zoologistes passent leur vie à regrouper les animaux en fonction des caractéristiques qu'ils partagent. Ces regroupements reflètent l'ordre trouvé dans les systèmes vivants qui est la conséquence d'une histoire évolutive commune. Leur travail implique souvent la description de nouvelles espèces puis leur intégration en tenant compte de leurs relations avec les autres espèces. De toute évidence beaucoup reste encore à faire dans la découverte et la classification des 30 millions d'espèces non encore décrites.

Rarement les zoologistes sont amenés à décrire de nouveaux taxa se situant au-dessus du niveau de l'espèce (*voir Figure 1.4*). En 1995, toutefois, R. M. Kirstenen et P. Funch de l'Université de Copenhague ont décrit une nouvelle espèce animale, *Symbion pandora*, trouvée sur les pièces buccales des homards. Elle est tellement différente de toutes les espèces qu'elle a été assignée à un nouveau phylum – le niveau le plus large de la classification animale (Figure 7.1). La description de ce nouveau phylum est un événement remarquable qui porte à 36 le nombre total de phyla actuellement reconnus. Ce chapitre précise les principes que les zoologistes utilisent pour regrouper et nommer les animaux.

## 7.1 Classification des organismes

### Compétences à acquérir

1. Justifier l'affirmation selon laquelle la « taxonomie reflète la phylogénie ».
2. Expliquer pourquoi le but des systématiques phylogénétiques est de ranger les animaux en groupes monophylétiques.

Une des caractéristiques des hommes modernes est de pouvoir communiquer avec un langage parlé. Le langage nous aide également à coder et classer les concepts, les objets et les organismes qui nous entourent. Pour attacher un sens à la diversité de la vie nous avons besoin de faire plus que de simplement nommer les organismes. Un pot-pourri de plus de un million de noms d'animaux est de peu d'intérêt. Pour être utile, un système nominatif doit refléter l'ordre et les relations qui sont mis en place par les processus évolutifs. L'étude de la diversité des organismes et des relations évolutives est la **systématique** (Gr. *systema*, système + *ikos*, ensemble de principes) ou **taxonomie** (Gr. *taxis*, arrangement + L. *nominalis*, appartenant à un nom). Ces études aboutissent à la description de nouvelles espèces et à l'organisation des animaux en groupes (taxa) basée sur le degré de parenté évolutive. La **nomenclature** (L. *nominalis*, appartenant à un nom + *calator*, appeler) est la désignation de chaque espèce par un nom distinct.

### Une hiérarchie taxonomique

Le système moderne de classification tire son origine du travail de Karl von Linné (Carolus Linnaeus) (1707-1778). Son système binomial est toujours utilisé (*voir Chapitre 1*). Von

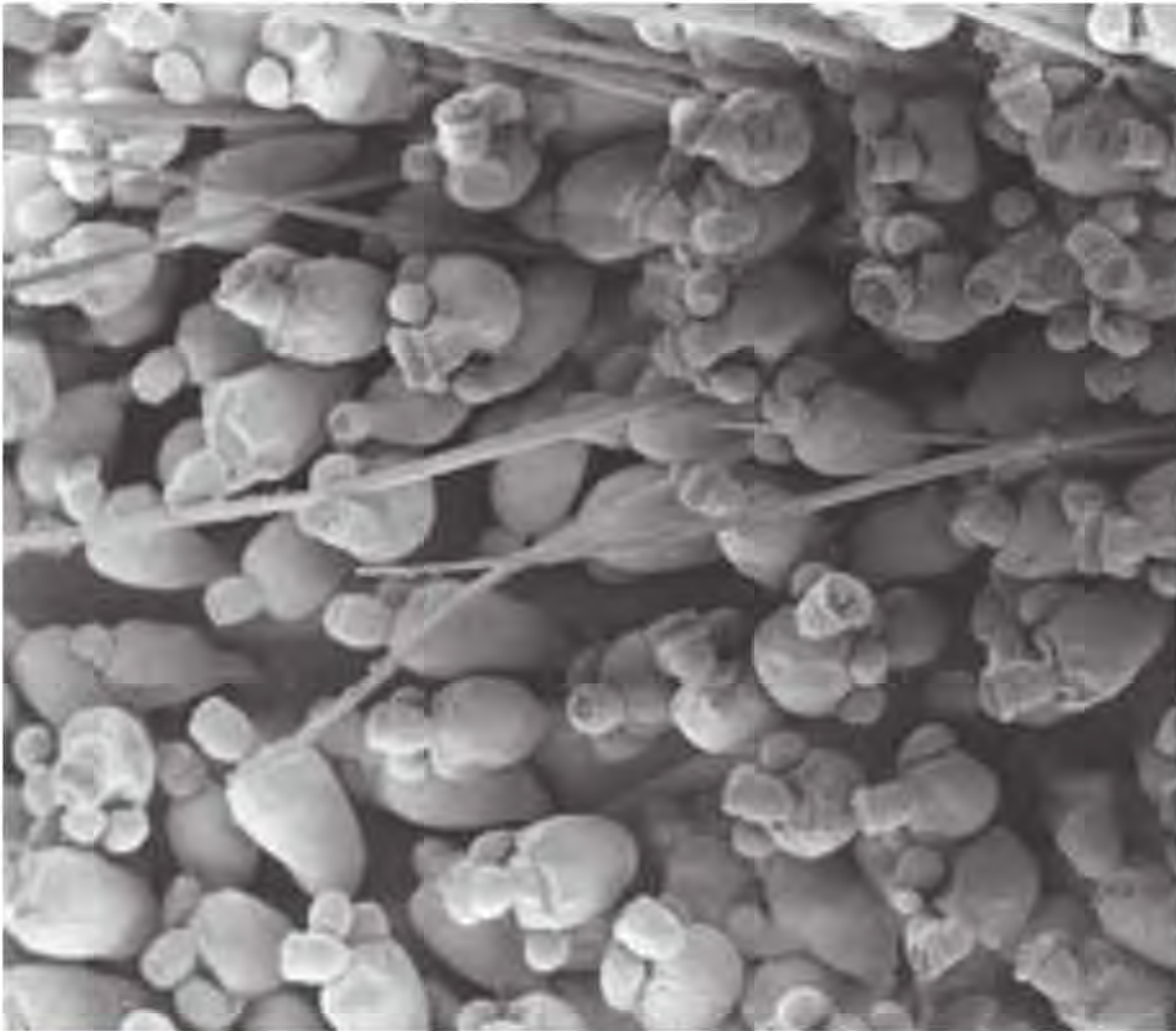


**FIGURE 7.1**

**Les Cycliophora, le phylum le plus récemment décrit.** Les systématiciens regroupent les animaux selon leurs relations évolutives. Leur travail, généralement, les conduit à décrire de nouvelles espèces (ou des espèces pour lesquelles une nouvelle information a été découverte) et les placer parmi les espèces déjà étudiées et connues, dans des catégories taxonomiques de niveau plus élevé. Rarement des groupes se situant à ces niveaux plus élevés ont été décrits car la découverte d'un organisme très différent de ceux déjà connus est très improbable. *Symbion pandora* (montré ici) a été découvert en 1995 et était suffisamment différent pour le considérer comme représentant d'un nouveau phylum, celui des cycliophora. Les individus présentés recouvrent les appendices buccaux d'un homard et ont à peu près 0,3 mm de long.

Linné reconnaissait aussi que les différentes espèces pouvaient être regroupées dans des catégories plus larges à partir des caractéristiques qu'elles partageaient. Tout groupement d'animaux qui partagent un lot particulier de caractères forme un **taxon** (pl., taxa). Par exemple, une mouche (*Musca domestica*), quoique apparemment unique, partage certains caractères avec d'autres mouches (une seule paire d'ailes par exemple). Leur ensemble définit un taxon. Toutes partagent certaines caractéristiques avec les abeilles, les papillons et les blattes et constituent un taxon plus vaste, celui des insectes.

Les taxonomistes modernes utilisent la hiérarchie suivante de catégories (de large à spécifique) : **domaine, règne, phylum, classe, ordre, famille, genre et espèce** (Tableau 7.1).

Même si von Linné n'acceptait pas l'idée d'évolution, plusieurs de ces groupements reflètent des relations évolutives. Les similarités morphologiques entre deux animaux ont une base génétique et résultent d'une histoire évolutive commune. Ainsi, en groupant les animaux sur la base de caractères partagés, von Linné les rassemblait en accord avec leurs relations évolutives. Idéalement, les membres du même groupe taxonomique sont plus proches les uns des autres qu'ils ne le sont de membres d'autres taxas (*voir Figure 1.4*).

La hiérarchie taxonomique Linnéenne a des limites pour la biologie moderne. Au-dessus du niveau de l'espèce, les définitions des taxa ne sont pas précises. Par exemple, il n'y a pas de définition concernant ce qui constitue une famille. La famille des félins, les Felidae, a 36 espèces et celle des Carabidae (coléoptères du sol) en a plus de 40 000. Il n'y a pas de critère pour établir si ces deux familles représentent le même niveau de divergence à partir d'un ancêtre commun ou si le temps de divergence dans les deux groupes est lié de façon significative.

Comme nous le verrons plus tard dans ce chapitre, les caractéristiques récemment dérivées sont plus importantes que les caractéristiques ancestrales dans l'établissement des relations évolutives. Les classifications traditionnelles furent établies sans tenir compte des caractéristiques dérivées et ancestrales. La conséquence en est que beaucoup de hiérarchies taxonomiques anciennes ne sont pas utilisables et certaines interprétations anciennes sont erronées et doivent être relevées.

## Nomenclature

Devez-vous appeler certains crustacés d'eau douce langoustes,écrevisses ou homards d'eau douce ? Doit-on appeler un moineau commun : moineau Anglais, moineau de grange, moineau de maison ? Le système binomial de nomenclature met de l'ordre dans un monde chaotique de noms communs. Les noms communs ont deux problèmes. En premier, ils varient d'un pays à un autre, et d'une région à une autre dans un pays. Quelques espèces ont des centaines de noms communs différents. La biologie dépasse les frontières nationales et régionales ; il doit en être ainsi des noms des animaux qu'étudient les biologistes. En second, beaucoup de noms communs font référence à des catégories taxonomiques de niveaux plus élevés que celui des espèces. Plusieurs sortes de cloportes (classe des Crustacés, ordre des isopodes) ou plusieurs sortes de crevettes (classe des crustacés, ordre des décapodes) ne peuvent être distinguées à partir d'un examen superficiel. Un nom commun, même si vous le reconnaissez, souvent ne désigne pas une espèce particulière.

La nomenclature binomiale est universelle et indique clairement le niveau de classification. Deux sortes d'animaux n'ont jamais le même nom binomial et chaque animal a un seul nom correct comme cela est requis par le Code International de la Nomenclature Zoologique. Le genre d'un animal commence par une lettre majuscule, l'espèce est écrite en minuscules et le nom scientifique complet en italiques ou est souligné parce qu'il dérive

**TABLEAU 7.1**
**Catégories taxonomiques d'un homme et d'un chien**

| TAXON | HOMME | CHIEN DOMESTIQUE |
|---|---|---|
| Domaine | Eucaryote | Eucaryote |
| Règne | Animal | Animal |
| Phylum | Chordé | Chordé |
| Classe | Mammifère | Mammifère |
| Famille | Hominidé | Canidé |
| Genre | *Homo* | *canis* |
| Espèce | *sapiens* | *lupis* |

du latin ou est latinisé. Ainsi le nom scientifique des humains est *Homo sapiens*. Quand le genre a été cité le nom binomial peut être abrégé *H. sapiens*.

## Approches moléculaires de la systématique animale

Dans les dernières années, les techniques de biologie moléculaire ont apporté beaucoup d'informations pour les études taxonomiques. La parenté des animaux est reflétée dans les produits des gènes (protéines) que les animaux synthétisent et dans les gènes eux-mêmes (séquence des nucléotides de l'ADN). Les animaux apparentés ont un ADN qui a dérivé d'un ancêtre commun. En conséquence, les gènes et les protéines d'animaux apparentés, ont plus de similitudes qu'avec ceux d'animaux plus distants. Le séquençage de l'ADN nucléaire et de l'ADN mitochondrial se réalisent couramment. L'ADN mitochondrial est utile pour les études taxonomiques car les mitochondries ont leur propre système génétique et sont héritées cytoplasmiquement. Les mitochondries sont transmises des parents vers les descendants par le cytoplasme de l'œuf et peuvent être utilisées pour tracer les lignages maternels. Comme nous allons le voir dans le paragraphe suivant, le séquençage de l'ARN ribosomal a été largement pratiqué et utilisé.

Bien que les techniques moléculaires soient d'une aide précieuse, elles ne peuvent pas remplacer les méthodes taxonomiques traditionnelles. Les méthodes moléculaires et traditionnelles doivent être menées de façon complémentaire.

## Domaines et règnes

Les niveaux les plus élevés de la classification dans la hiérarchie taxonomique sont les domaines et les règnes. La classification, comme tous les autres aspects de la science, a pour supports des hypothèses qui expliquent le mieux l'ensemble des observations, dès lors notre connaissance des relations évolutives progresse à tâtons et doit être révisée chaque fois que de nouveaux faits font surface. Nulle part cette caractéristique de la science n'est plus apparente que dans l'histoire de ces niveaux supérieurs de la taxonomie.

Dans les années récentes, les études portant sur l'ARN ribosomal (ARNr) ont apporté une richesse d'informations très utiles pour l'étude de l'évolution des premières formes de vie. C'est une molécule très intéressante car elle est ancienne et présente chez tous les organismes. De plus, c'est une molécule qui change très lentement. On se rappelle que l'ARN ribosomal est une composante des ribosomes – l'organite responsable de la traduction de l'ARN messager en protéine. Cette lenteur du changement, encore appelée **conservation évolutive**, indique que la machinerie protéosynthétique de la cellule ne peut tolérer que de petits changements et retient ainsi sa fonction vitale. L'évolution conservative de cette molécule signifie que des organismes étroitement apparentés (qui ont récemment divergé à partir d'un ancêtre commun) ont vraisemblablement des ARN ribosomiaux similaires. Les organismes plus distants doivent avoir des ARNr moins similaires mais les différences sont suffisamment faibles pour que les relations avec la molécule ancestrale soit encore apparente.

Les systématiciens moléculaires comparent les séquences de bases dans les ARNr de différents organismes pour déterminer le nombre de positions où elles sont différentes. Ils entrent les données dans des programmes d'ordinateur et examinent toutes les relations possibles entre les organismes. Ils décident ensuite de celle qui rend le mieux compte des données obtenues.

Les études menées sur l'ARN ribosomal ont conduit à la conclusion que toutes les formes de vie dérivent d'un ancêtre commun et se répartissent dans trois lignages évolutifs majeurs (Figure 7.2). Le domaine des Eubactéries qui comprend les bactéries (N. d. T. : On distinguait auparavant, parmi les procaryotes, les eubactéries ou bactéries vraies et les archaebactéries. Ces dernières définissent, maintenant, un domaine distinct du vivant, celui des archées. Le préfixe Eu doit être supprimé. L'autre domaine procaryote est celui des bactéries, *sensus stricto*). Ce sont les organismes les plus abondants, avec plus de 70 phyla. Certains renferment des espèces pathogènes pour l'homme. La racine de l'arbre des ARNr a deux branches ; l'une conduit aux Eubactéries ; l'autre branche est commune aux Archées et aux Eucaryotes. Le domaine des **Archées** renferme des microbes qui sont distincts des bactéries dans leur structure génétique et leur fonction. Ils ressemblent aux eucaryotes par la structure de l'ADN et la régulation de la fonction des gènes. Ils ont une paroi cellulaire dont la structure est différente de celle des bactéries. Ces différences font l'unité de ce groupe de microbes. Une des différences notables est qu'ils vivent dans des milieux extrêmes. Certains de ces « extrêmeophiles » sont capables de vivre dans des milieux de température très élevée (plus de 80 °C). D'autres survivent à des températures très basses, dans la glace. D'autres encore se trouvent dans les profondeurs océaniques à des pressions de près de 800 fois la pression atmosphérique. Le domaine des **Eucaryotes** comprend tous les organismes à cellules compartimentées. La compartimentation permet la spécialisation des cellules. L'enveloppe nucléaire sépare les évènements de transcription et de traduction. Les membranes des mitochondries et des chloroplastes compartimentent les processus énergétiques. La multicellularité vraie et l'organisation en tissus, organes et systèmes d'organes n'existent que dans ce lignage.

Les taxonomies sont traditionnellement construites selon le principe que les gènes sont transmis, entre les générations d'un lignage donné, par un processus appelé **transfert vertical des gènes**. Des études récentes montrent de façon évidente que des gènes peuvent se déplacer entre espèces, processus connu sous le nom de **transfert horizontal des gènes (THG)**. Le résultat des transferts horizontaux est que des espèces appartenant à des lignages différents partagent des gènes. Ces transferts horizontaux ont joué un rôle prépondérant dans l'histoire précoce de la vie, sans doute parce que les frontières entre cellules et espèces n'étaient pas aussi fixes que ce qu'elles sont actuellement. En tenant compte de la réalité et de l'importance de ces processus les biologistes de l'évolution voient la base de l'arbre de vie comme un réseau plutôt que comme un ensemble de deux ou trois lignages distincts. La conception courante est que la vie a pour origine un groupe de cellules primitives qui a évolué entre 3,5 et 2,5 milliards d'années. Ces cellules avaient peu de gènes qui s'échangeaient librement par THG. On peut supposer, éventuellement, que les trois domaines du vivant ont émergé de ces premières cellules (*voir Figure 7.2*). Les règnes, à l'intérieur des domaines, correspondent à des groupes qui dérivent d'un ancêtre commun. Trois règnes sont actuellement reconnus à l'intérieur des Eucaryotes : Les Plantes (Plantae), les Champignons (Fungi) et les Animaux (Animalia). En 2011, une nouvelle branche de l'arbre des Eucaryotes a été décrite : les Cryptomycètes (Cryptomycota) constituent un groupe d'organismes d'eau douce très proches des champignons. Ils représentent un groupe différent de champignons ou une branche nouvelle des Eucaryotes qui n'est toutefois pas

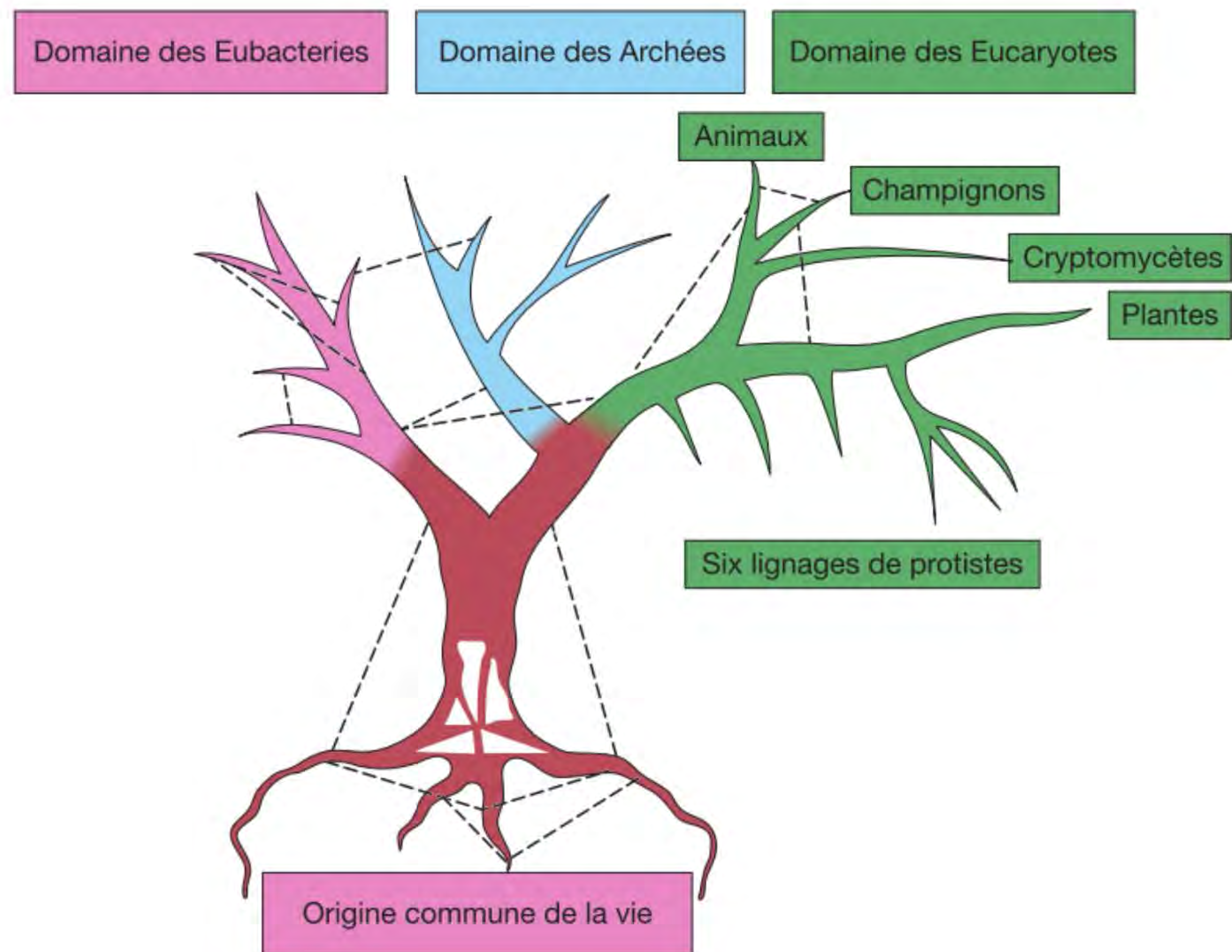
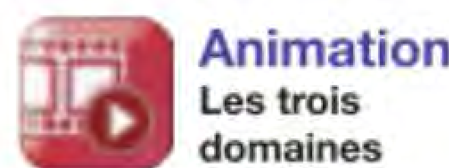



**FIGURE 7.2**

**Trois lignages du vivant.** Le séquençage de l'ARN ribosomal suggère que les trois domaines du vivant peuvent être tracés à partir d'un ancêtre commun entre 3,5 et 2,5 milliards d'années. Le transfert horizontal de gènes THG (lignes en pointillés) était prévalent dans les cellules primitives qui ont été à l'origine de ces trois lignages. La base de l'arbre de vie est semblable à un réseau. THG se déroule encore actuellement mais il est moins courant. A l'intérieur des Eucaryotes il y a probablement six lignages de protistes et trois groupes traditionnellement considérés comme des règnes. Les membres de chaque règne peuvent être théoriquement reliés à un ancêtre unique. Ces règnes sont les Animaux, les champignons et les Plantes. Les Cryptomycètes forment un groupe d'organismes ressemblant à des champignons qui sont soit très différents des autres champignons ou qui représentent une branche entièrement nouvelle de l'arbre des Eucaryotes.

encore déterminée. Comme cela sera discuté dans le Chapitre 8, les eucaryotes unicellulaires (comme l'amibe, la paramécie, le volvox) furent initialement rassemblés dans un groupe considéré comme un règne, celui des « Protista ». Actuellement, le terme de règne est abandonné car ces organismes appartiennent à plusieurs lignages différents.

Le texte de cet ouvrage traite des animaux. Le Chapître 8 traite des protistes-animaux ou protozoaires. Cela se justifie par le fait que traditionnellement, dans l'ancien système de classification, les protozoaires étaient considérés comme un des deux phyla du règne animal (N. d. T. : l'autre phylum est celui des métazoaires).




## La systématique animale

Le but de la systématique animale est de placer les animaux dans des groupes qui reflètent les relations évolutives. Idéalement, ces groupes devraient comprendre une espèce ancestrale unique et tous ses descendants. Un tel groupe est appelé **groupe monophylétique** (Figure 7.3). Pour définir ces groupes les taxonomistes étudient les attributs ou caractères qui indiquent une parenté. Un **caractère** est tout ce qui a une base génétique et peut être évalué ou mesuré – depuis un trait anatomique jusqu'à la séquence de nucléotides de l'ADN ou de l'ARN. Les **groupes polyphylétiques** renferment des

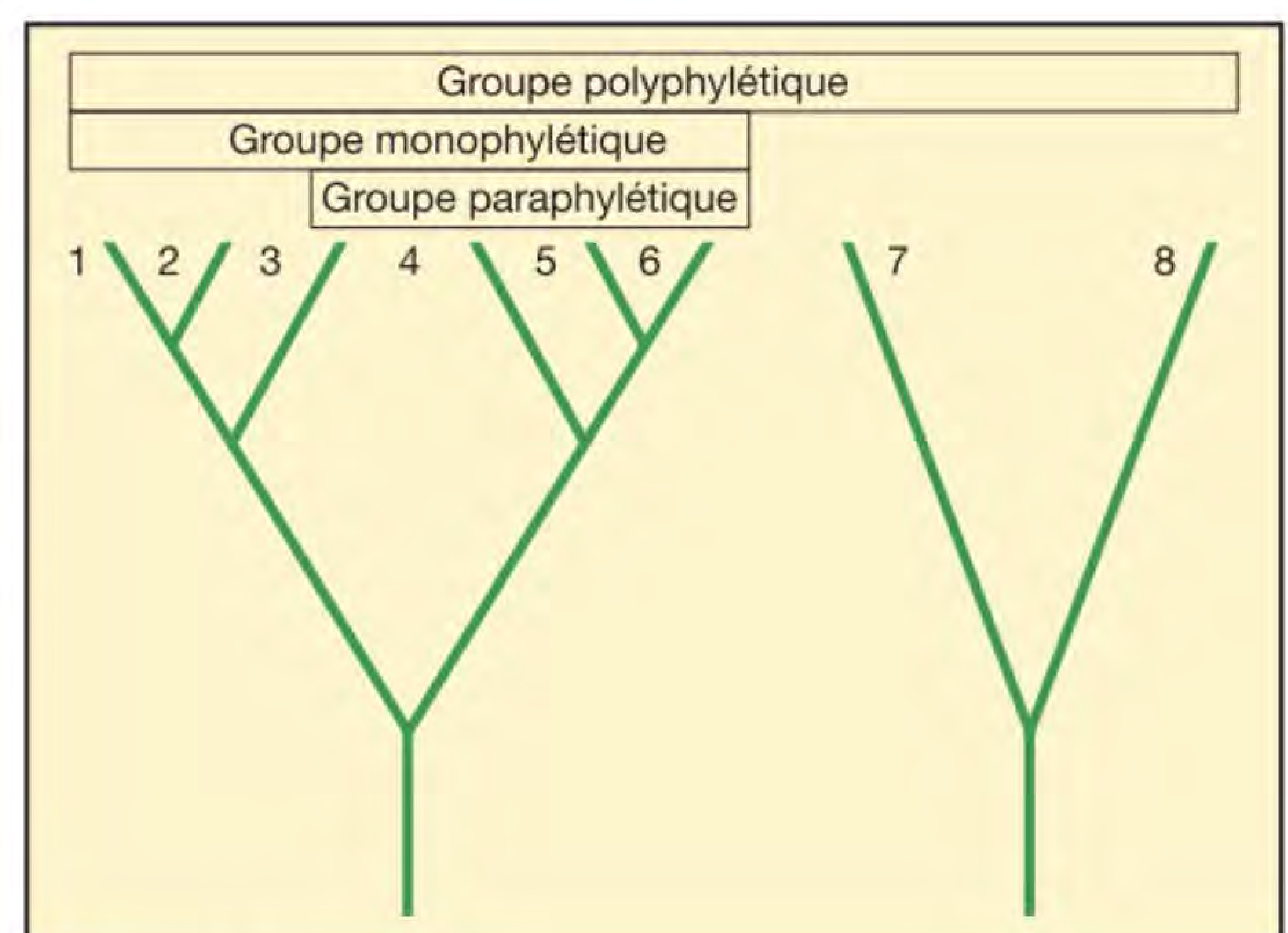



**FIGURE 7.3**

**Groupes évolutifs.** L'ensemble des espèces 1 à 8 constitue un groupe polyphylétique car les espèces 1 à 6 ont un ancêtre différent de celui des espèces 7 et 8. L'ensemble des espèces 3 à 6 est un groupe paraphylétique parce que les espèces 1 et 2 partagent le même ancêtre mais ont été laissées hors du groupe. Le groupe des espèces 1 à 6 est monophylétique car il renferme tous les descendants d'un ancêtre unique.

membres qui dérivent d'ancêtres distincts. Comme chaque groupe doit avoir un ancêtre unique, la polyphylie s'explique par une connaissance insuffisante du groupe. Un **groupe paraphylétique** ne renferme qu'une partie des descendants du lignage. Les groupes paraphylétiques peuvent également résulter d'une connaissance insuffisante des groupes et leurs relations ont besoin d'être clarifiées dans les contextes génétique et évolutif (*voir Figure 7.3*). Parfois d'autres considérations influencent la façon dont les organismes sont regroupés. Pendant de nombreuses années, oiseaux et reptiles ont été inclus dans des classes séparées (Oiseaux et Reptiles, respectivement) à l'intérieur du phylum des Chordata (Chordés). Nous savons depuis plusieurs années également que les dinosaures sont des proches parents des oiseaux. Les oiseaux sont maintenant considérés, par la quasi-totalité des zoologistes, comme les membres du même lignage évolutif que celui auxquels appartiennent les reptiles modernes et ceux qui sont éteints. Parce ce que les noms de classes Oiseaux et Reptiles ont une longue tradition, ils continuent à être utilisés même s'ils désignent des groupes qui sont clairement paraphylétiques.

La systématique animale est envisagée selon deux approches : la systématique évolutive et la systématique phylogénétique (ou cladistique).

La **systématique évolutive** est la plus traditionnelle des deux. Elle postule que les organismes étroitement apparentés à un ancêtre doivent plus ressembler à cet ancêtre qu'à des organismes apparentés mais plus distants.

Deux sortes de similarités sont reconnues entre organismes : homologies et analogies (*voir aussi discussion sur homologie et analogie dans le Chapitre 4*). Les homologies sont les ressemblances qui sont héritées d'un ancêtre commun et qui sont utiles pour la classification des animaux. La similarité de l'agencement des os dans l'aile d'un oiseau et le bras de l'homme (*voir Figure 4.11*) en est un exemple. Les analogies sont des ressemblances qui résultent d'adaptations des organismes à des pressions évolutives similaires. Le processus est parfois appelé convergence évolutive. Les analogies ne sont pas le reflet d'une origine commune et ne sont pas utilisées dans la taxonomie animale. La ressemblance entre les ailes des oiseaux et des insectes est un exemple d'analogie.

Les systématiciens évolutionnistes construisent des arbres dans lesquels les organismes sont positionnés et groupés en fonction de leurs relations évolutives. La Figure 7.4 est un arbre phylogénétique montrant les relations phylogénétiques des vertébrés aussi bien à l'échelle des temps que de l'abondance des différents groupes. Ces diagrammes tiennent compte de ce que l'on pense des vitesses

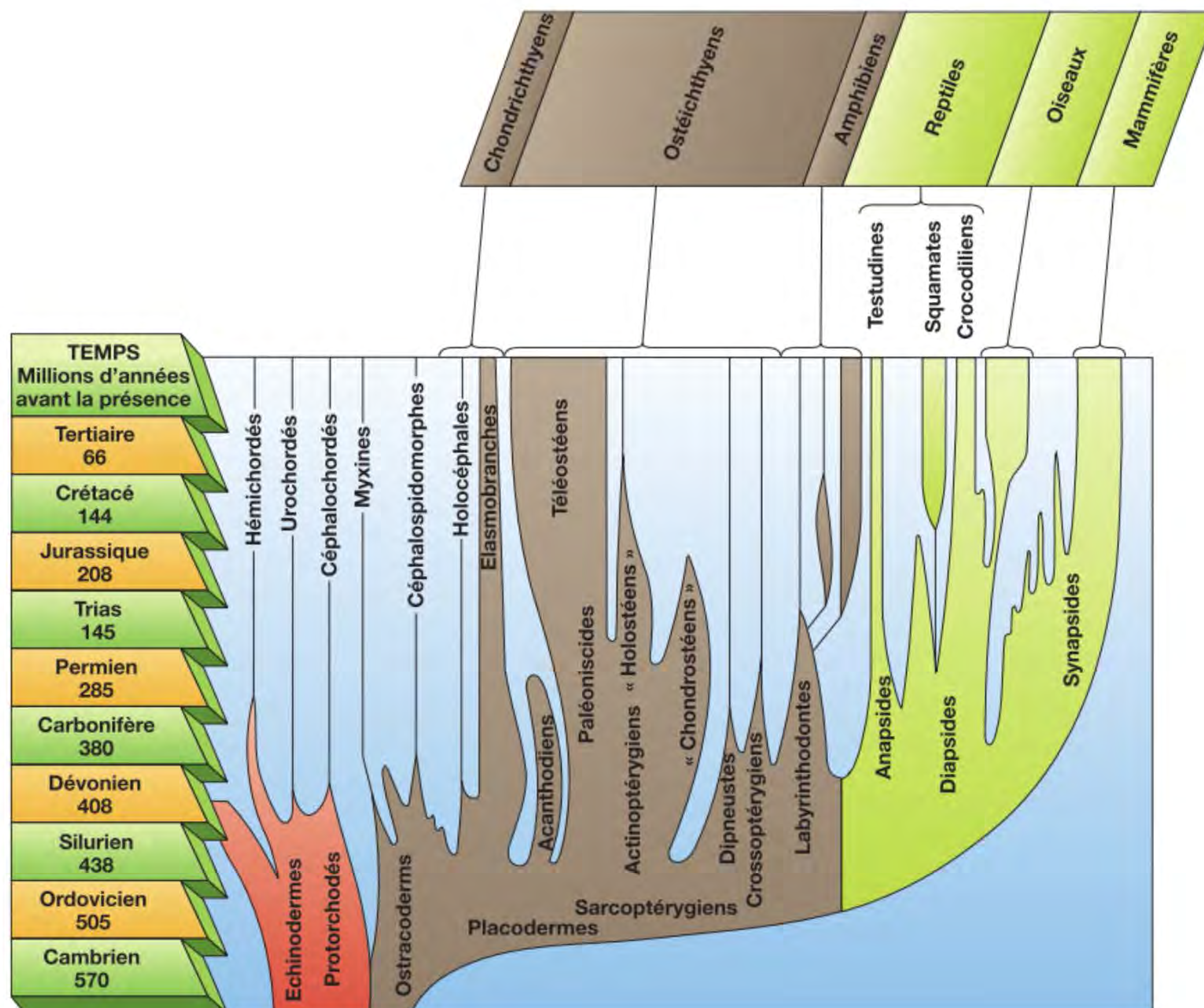



**FIGURE 7.4**

**Arbre phylogénétique des Vertébrés.** Un arbre phylogénétique dérivé de la systématique évolutive représente le degré de divergence depuis la séparation d'avec un ancêtre commun, qui est indiqué par les périodes de temps portées sur l'axe vertical. La largeur des branches indique le nombre de genres reconnus pendant une période donnée. Noter que ce diagramme montre les Oiseaux étroitement apparentés aux Reptiles, les deux étant au rang de classes.

de l'évolution et de l'importance relative de certains caractères (comme les plumes des oiseaux).

La **systématique phylogénétique (cladistique)** est une seconde façon d'aborder la systématique animale. Le but est comparable à celui de la systématique évolutive – établir des hypothèses sur les relations généalogiques entre les groupes monophylétiques d'organismes. Les cladistes, toutefois, soutiennent que leurs méthodes sont mieux accessibles à l'analyse et à la démonstration et, ainsi, sont plus scientifiques que celles des systématiciens évolutionnistes.

Comme ces derniers, toutefois, les cladistes font la différence entre homologies et analogies. Les attributs des espèces qui sont anciens et conservés de l'ancêtre commun sont des **caractères ancestraux**. Dans les études cladistiques, de tels caractères sont des homologies communes à tous les membres du groupe ce qui signifie qu'ils ont la même origine, la même ascendance. Ces caractères communs sont des **symplésiomorphies** (Gr. *sym*, ensemble + *plesio*, proche + *morphe*, forme). Parce qu'ils sont communs à tous les membres du groupe, ils ne peuvent être utilisés pour décrire les relations à l'intérieur du groupe.

Pour décider du caractère ancestral d'un groupe d'organismes, les cladistes font appel à un autre groupe en relation avec le précédent mais sans y être inclus, le **groupe extérieur (out-group)**. Le groupe extérieur permet donc de fixer l'état d'un caractère, savoir s'il est ancestral ou s'il est apparu dans le groupe considéré. La Figure 7.5 représente un lignage hypothétique de cinq taxa. Noter que le taxon 5 est le groupe extérieur des taxa 1-4. Le caractère A est symplésiomorphique (ancestral) pour le groupe extérieur et le groupe d'étude. Tous les autres caractères (B-H) sont absents dans le groupe extérieur et sont apparus après la divergence du groupe étudié (taxa 1-4) avec le groupe extérieur à partir de l'ancêtre commun. Plusieurs groupes extérieurs sont souvent utilisés pour augmenter l'efficacité de ces comparaisons.

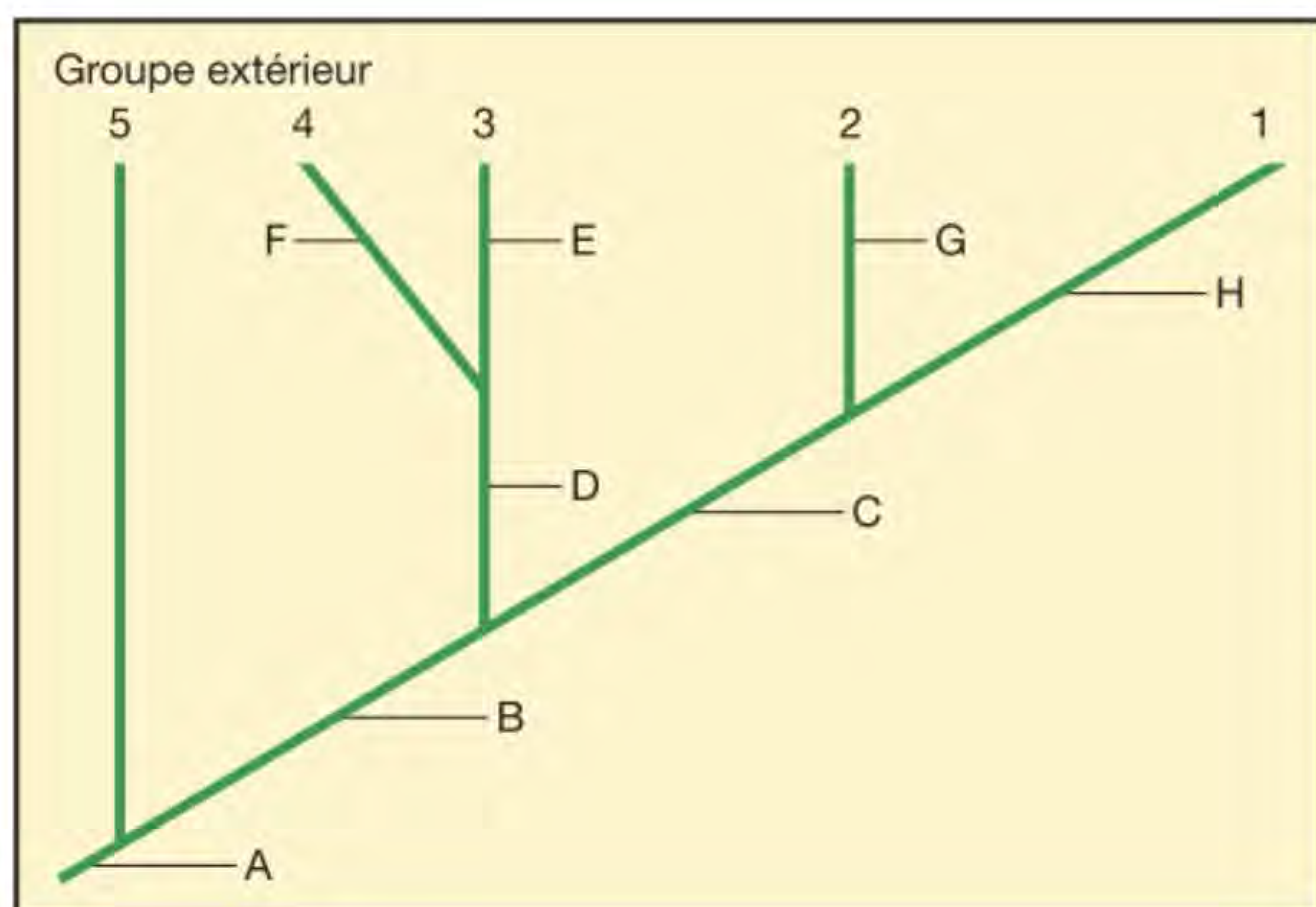



**FIGURE 7.5**

**Interprétation des cladogrammes.** Ce diagramme hypothétique montre cinq taxa (1-5) et les caractères (A-H) utilisés pour étudier les relations taxonomiques. Le caractère A est symplésiomorphique pour le groupe entier. Le taxon 5 est le groupe extérieur parce qu'il partage uniquement ce caractère ancestral avec les taxa 1-4. Tous les autres caractères ont plus récemment dérivé. Quel caractère simple est une synapomorphie pour les taxa 1 et 2, les séparant des autres taxa ?

Les caractères nouvellement apparus sont des **caractères dérivés**. Les caractères dérivés partagés par tous les membres du groupe sont des **synapomorphies** (Gr. *syn*, ensemble + *apo*, éloigné + *morphe*, forme). Les taxa 1-4 de la Figure 7.5 partagent le caractère dérivé B. Ce caractère sépare les taxa 1-4 du groupe extérieur. Les caractères dérivés C et D sont apparus plus récemment que B. Les taxa 1 et 2, plus étroitement apparentés partagent le caractère C ; les taxa 2 et 4 partagent le caractère D. La présence d'une synapomorphie, c'est-à-dire d'un caractère dérivé partagé, définit un ensemble d'organismes apparentés auquel on donne le nom de **clade** (Gr. *klados*, branche). Les taxa 1 et 2 forment un clade caractérisé par C.

Le lignage hypothétique représenté dans la Figure 7.5 est un **cladogramme**. Les cladogrammes décrivent une séquence de caractères dérivés. Les points de branchements ou nœuds sont les points de divergence entre les groupes. Un cladogramme doit être interprété comme un arbre généalogique hypothétique des lignages monophylétiques qui se succèdent. De nouvelles données sous la forme de caractères nouvellement analysés ou de réinterprétations d'informations anciennes sont exploitées pour tester les relations phylogénétiques hypothétiques que le cladogramme décrit. Dans le Chapitre 5, l'espèce a été définie, selon le concept biologique, comme un groupe de populations dans lequel les gènes sont actuellement ou potentiellement, échangeables au cours de la fécondation. Les problèmes concernant cette définition ont été soulevés. Récemment, un **concept phylogénétique de l'espèce** a une certaine faveur, il définit l'espèce en termes de monophylie. L'espèce est présentée comme un groupe de populations qui a évolué indépendamment des autres groupes de populations. Ces populations partagent une ou plusieurs synapomorphies.

La Figure 7.6 est un cladogramme qui représente les relations évolutives au sein des vertébrés. Les céphalochordés sont le groupe extérieur pour l'ensemble du lignage des vertébrés. Les caractères dérivés sont indiqués sur le côté droit du cladogramme. Noter que l'amnios (une annexe extra-embryonnaire) est une synapomorphie du clade regroupant les reptiles, les oiseaux et les mammifères. C'est un caractère partagé par ces groupes, qui n'est pas présent chez les poissons et les amphibiens. Pour distinguer les reptiles, les oiseaux et les mammifères, les uns des autres, l'analyse doit porter sur des caractères apparus plus récemment, après l'individualisation d'un amnios. La carapace est un caractère dérivé qui sépare les tortues de tous les autres membres du clade ; les particularités du crâne permettent de séparer le lignage lézard/crocodile/oiseau de celui des mammifères ; les poils, les glandes mammaires et l'endothermie constituent une combinaison de caractères unique aux mammifères. Il faut noter qu'une synapomorphie à une échelle de la taxonomie peut être une symplésiomorphie à une autre échelle. L'amnios est un caractère synapomorphique qui définit le clade que forme, parmi les vertébrés, le groupe reptile/oiseau/mammifère. Pour les reptiles, les oiseaux et les mammifères c'est un caractère symplésiomorphe, ancestral pour le clade et qui ne peut pas être utilisé pour séparer les membres de ces trois groupes.

Comme pour le système de classification global, les cladogrammes décrivent une hiérarchie dans la parenté. Le regroupement des organismes sur la base de caractères dérivés a pour conséquence un **emboîtement de la hiérarchie (hiérarchie emboîtée)**, telle qu'elle apparaît dans la Figure 7.6. Les reptiles, les oiseaux et les mammifères forment un groupe emboîté défini par la présence de l'amnios. C'est une partie d'un groupe plus large qui comprend les amphibiens (N. d. T. : clade des tétrapodes), lui-même inclus dans un groupe plus important, celui des Ostéichthyens, qui englobe les

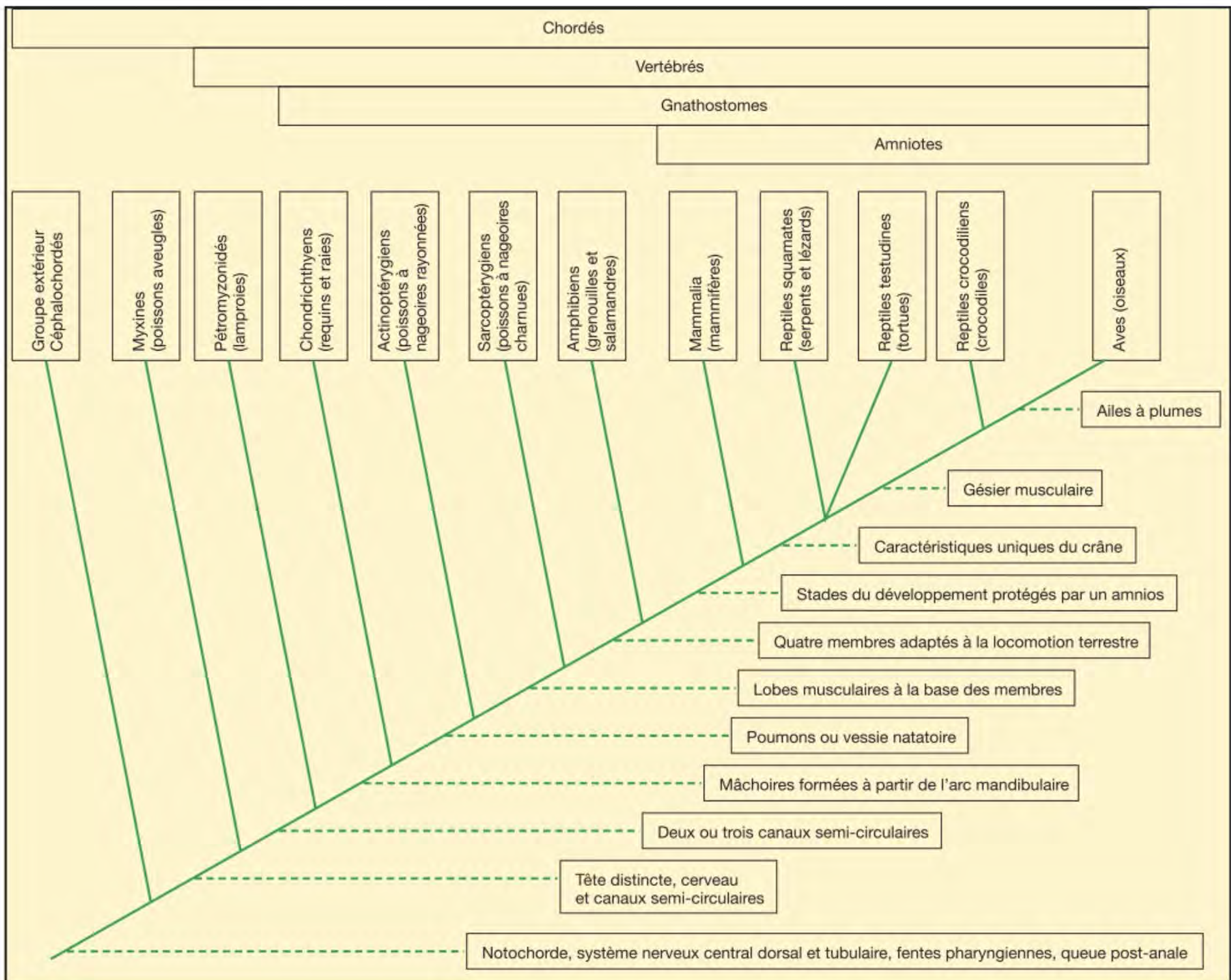



**FIGURE 7.6**

**Cladogramme présentant la phylogénie des Vertébrés.** Un cladogramme est construit en identifiant les points où deux groupes divergent. Les animaux qui partagent un point de branchement sont inclus dans le même taxon. Noter que l'échelle des temps n'est pas mentionnée. Noter également que dans ce cladogramme les oiseaux et les crocodiliens ont une branche commune et sont très étroitement apparentés, plus qu'ils ne le sont avec n'importe lequel des autres vertébrés (N. d. T le groupe ou clade qu'ils forment est celui des archosauriens). Les encadrés en haut du cladogramme illustrent la hiérarchie des emboîtements. Un encadré de niveau donné inclut celui situé au-dessous de lui.

poissons osseux. Moins inclusif est l'emboîtement, plus étroitement apparentés sont les organismes.

La systématique cladistique est largement acceptée par la communauté des biologistes. Le résultat en est que certaines interprétations de la phylogénie animale s'écartent de ce qui était traditionnellement admis. La comparaison des Figures 7.4 et 7.6 en fournit un exemple. On se souvient que des générations de taxonomistes élevaient les oiseaux et les reptiles au rang de classes distinctes (Aves et Reptilia, respectivement). L'analyse cladistique a montré, toutefois, que les oiseaux partagent un ancêtre commun avec les alligators et crocodiles auxquels ils sont donc plus étroitement apparentés qu'avec n'importe quel autre groupe de vertébrés vivants. Selon l'interprétation cladistique les oiseaux et les crocodiles sont regroupés dans un ensemble qui tient compte de ces relations. Les oiseaux constituent un sous-groupe d'un ensemble plus large qui inclut oiseaux et reptiles. Les crocodiles sont plus proches parents des oiseaux qu'ils ne le sont des serpents et des lézards. Les systématiciens évolutionnistes traditionnels soutiennent que l'interprétation classique est encore correcte car ils prennent en compte des caractères clefs comme les plumes et l'endothermie qui font des oiseaux un groupe unique (N. d. T. : parmi les reptiles, certains dinosaures portaient des plumes ; la plume n'est donc pas une innovation spécifique des oiseaux !). Les cladistiques maintiennent leur position en faisant remarquer que la notion de « caractères clefs » est un jugement de valeur qui n'est pas testable.

Tandis que le débat entre les systématiciens cladistes et évolutionnistes continue, notre connaissance des relations évolutives entre animaux devient plus complète. De tels débats sont les moteurs qui forcent les scientifiques à remettre en question les anciennes hypothèses. La systématique animale est amenée à devenir



## Comment pouvons-nous savoir que les diagrammes arborescents sont exacts ?

Le groupement des organismes sur la base de caractères n'est pas arbitraire. Si quelqu'un devait classer des vis en fonction de leur longueur, du type de tête et de la composition métallique, il prendrait un point arbitraire de départ et, par exemple, placerait toutes les vis en cuivre dans une pile et celles en acier dans une autre. Il aurait ensuite décidé de subdiviser chacun de ces groupes par la longueur puis par le type de tête. Quelqu'un d'autre qui reclasserait ces vis en utilisant un point de départ différent, la longueur par exemple, aboutirait à un résultat entièrement différent. Aucune des deux classifications est incorrecte car les caractéristiques utilisées ne reflètent pas des états ancestraux ou dérivés. La classification biologique est unique. Tous les points de départ ne sont pas corrects – on doit débuter avec un caractère ancestral et progresser avec un nombre croissant de caractères dérivés. Les méthodes taxonomiques modernes testent et testent à nouveau des données issues de sources différentes (sources morphologiques et sources moléculaires variées). Les relations établies qui en découlent doivent être très similaires. La congruence est la preuve qu'un diagramme arborescent (N. d. T. : un dendrogramme) trace des relations évolutives exactes.

un champ d'investigation dynamique et excitant dans les années prochaines.

Les Chapitres 8 à 22 présentent un survol du règne animal. L'organisation de ces chapitres tient compte de la classification traditionnelle qui est plus confortable pour la plupart des zoologistes. Les cladogrammes sont inclus dans « Considérations phylogénétiques supplémentaires » à la fin de la plupart des chapitres et les différentes interprétations de la phylogénie animale qu'impliquent ces cladogrammes sont discutées.

### Synthèse de la section 7.1

Les systèmes de classification traditionnelle proposent une hiérarchie taxonomique dans laquelle les organismes sont groupés dans des catégories de plus en plus larges basées sur les caractéristiques partagées et les relations évolutives. Les biologistes de l'évolution ont décrit trois domaines dans le monde vivant. Les taxonomistes font un tri dans la diversité au sein de chacun de ces domaines en rassemblant les organismes dans des groupes qui comprennent un ancêtre exclusif et tous ses descendants. Ces groupes monophylétiques fournissent l'histoire complète d'un lignage animal.

***Pourquoi les caractères dérivés sont-ils plus utiles dans l'établissement des relations évolutives que ne le sont les caractères partagés ? Choisir deux sous-groupes de mammifères pour illustrer votre réponse (voir Tableau 22.1). Par exemple, comparer les chevaux (ordre des Périssodactyles) et les chameaux (ordre des Artiodactyles).***

## 7.2 Plans d'organisation

### Compétences à acquérir

1. Comparer la forme du corps d'animaux à symétrie radiaire de celle d'animaux à symétrie bilatérale.
2. Différencier trois formes d'organisation triploblastique (N. d. T. : ou triblastique).

Une des séries de changements ordonnés la plus frappante dans l'évolution concerne les plans d'organisation du règne animal et des protistes. Les changements évolutifs dans le plan d'organisation du corps des animaux pourraient être comparés à une feuille de route au travers d'une chaîne de montagnes. Les points de départ et d'arrivée et quelques « attractions » le long de la route sont les plus faciles à décrire. Les courbes sinueuses et les pentes qui sont empruntées, les kilomètres supplémentaires parcourus pour revenir sur la route, par contre, ne sont pas appréciables. Changement évolutif ne signifie pas toujours « progression » et complexité croissante. L'évolution implique fréquemment marche arrière, expériences manquées et structures inefficaces ou inutiles. L'évolution conduit fréquemment à l'extinction. Ce qui suit est un regard sur les plans de l'organisation animale. Aussi loin que les voies évolutives sont concernées, cela reste une route au tracé imprécis au travers du règne animal. À grande échelle, elle fournit un schéma des tendances évolutives, mais ne décrit pas une séquence évolutive.

### Symétrie

La diversité des formes du corps des animaux est pratiquement infinie. Dans cette diversité toutefois émergent quelques plans d'organisation. Le concept de symétrie est fondamental pour comprendre l'organisation animale. La **symétrie** décrit comment les parties de l'animal sont arrangés autour d'un point ou d'un axe (Tableau 7.2).

L'**asymétrie**, c'est-à-dire l'absence de point central ou d'axe autour desquels les parties du corps sont également réparties, caractérise la plupart des protistes et beaucoup d'éponges (Figure 7.7). Elle ne peut être considérée comme une adaptation à quoi que ce soit, ni un avantage pour l'organisme. Les organismes asymétriques ne développent pas de fonctions de communication, sensorielle et locomotrice complexes. Pourtant, les protistes et les animaux dont le corps est un agrégat de cellules, ont été florissants.

Une anémone de mer peut se déplacer sur son substrat, mais très lentement. Comment capture-t-elle la nourriture ? Comment détecte-t-elle les prédateurs et s'en protège-t-elle ? Pour cet animal, le moindre côté faible du corps le rendrait vulnérable face à une attaque ou pourrait le rendre incapable d'attraper correctement

**TABLEAU 7.2**
**La symétrie des animaux**

| TERME | DÉFINITION |
|---|---|
| Asymétrie | L'arrangement des parties du corps sans axe central ou point (ex : les éponges). |
| Symétrie bilatérale | L'arrangement des parties du corps tel qu'un plan unique passant entre les surfaces supérieure et inférieure et par l'axe longitudinal divise l'animal en deux moitiés droite et gauche en miroir (ex : les vertébrés). |
| Symétrie radiaire | L'arrangement des parties du corps tel que n'importe quel plan passant par l'axe oral-aboral divise l'animal en moitiés images en miroir (ex : les cnidaires). La symétrie radiaire peut être modifiée par l'arrangement de certaines structures par paires ou d'autres combinaisons autour de l'axe central (ex : symétrie biradiale des cténophores et de quelques anthozoaires et symétrie pentaradiaire des échinodermes). |



**FIGURE 7.8**

**Symétrie radiaire.** Les plans qui passent par l'axe oral-aboral divisent les animaux à symétrie radiaire, comme ce polype de corail (*Tubastrea* sp.), en moitiés égales. Certains arrangements des structures internes modifient la symétrie radiaire des anémones de mer.

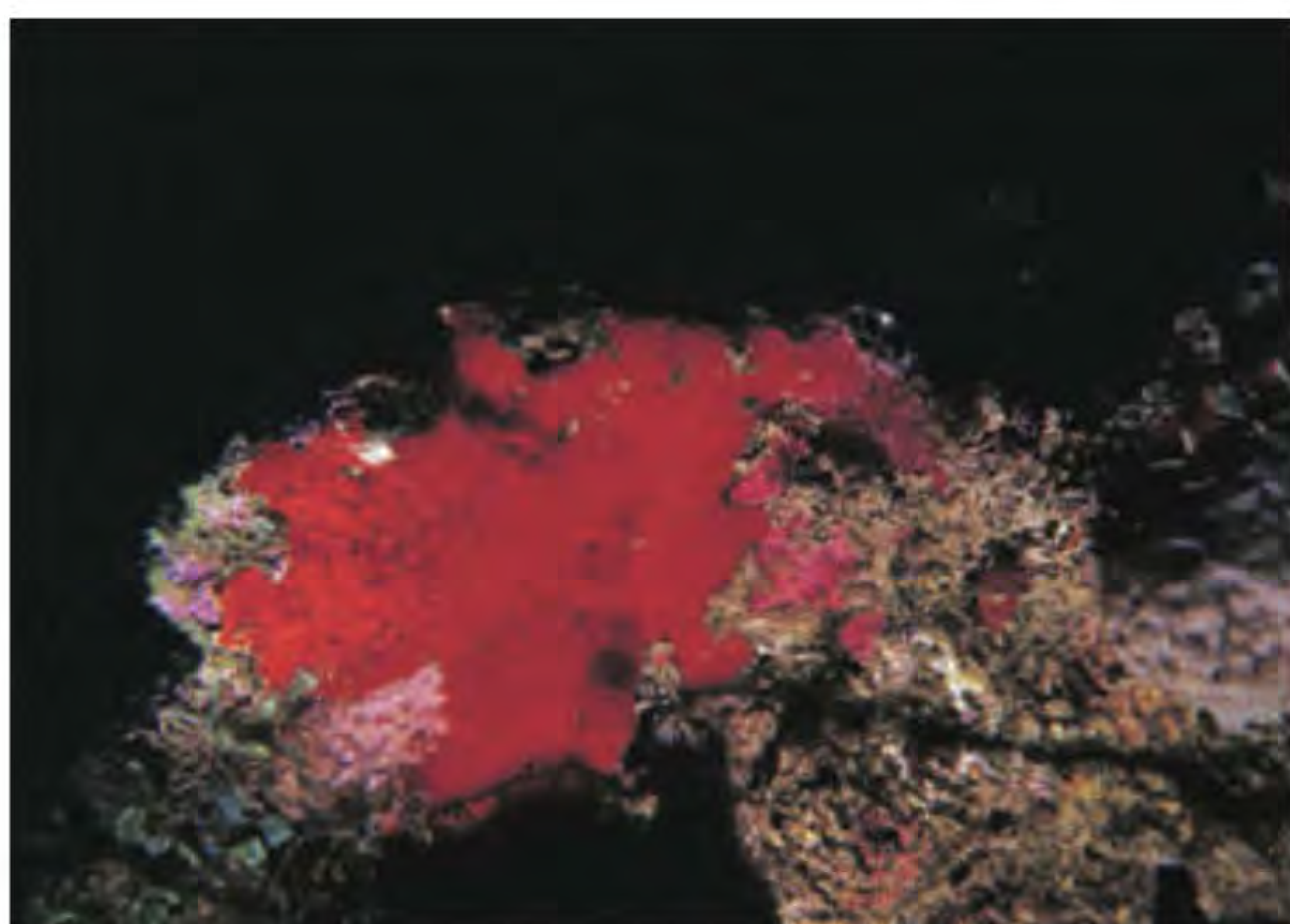


**FIGURE 7.7**

**Asymétrie.** Les éponges ont une organisation de type agrégat de cellules et, comme le montre cette éponge rouge incrustée (*Monochorabarbadensis*), sont asymétriques.

sa nourriture. Comme chez la plupart des animaux sédentaires, les structures sensorielles et de capture de la nourriture sont réparties uniformément sur tout le pourtour du corps. Les anémones de mer n'ont pas d'extrémités tête et queue. Les deux points de référence sont la bouche (extrémité orale) et l'extrémité opposée (extrémité aborale). Les animaux comme l'anémone de mer ont une symétrie radiaire. Dans la **symétrie radiaire** l'agencement des parties du corps est tel que n'importe quel plan passant par l'axe central oral-aboral divise l'animal en moitiés, images en miroir l'une de l'autre (Figure 7.8). La symétrie radiaire est souvent modifiée par l'arrangement de certaines structures par paires, ou d'autres combinaisons par rapport à l'axe oral-aboral. Dans le cas d'arrangement par paires, la symétrie est qualifiée de biradiale. Lorsque les structures sont disposées par cinq, la symétrie est pentaradiaire.

Les structures sensorielles, de capture de nourriture et locomotrices ne doivent pas être qualifiées de simples mais elles n'atteignent pas pour autant la complexité de celles de beaucoup d'autres animaux. L'évolution vers un tel degré de complexité impliquerait une distribution répétée des structures spécialisées sur tout le pourtour de l'animal.

La **symétrie bilatérale** est un arrangement par rapport à un plan passant par les surfaces dorsale et ventrale et l'axe longitudinal de l'animal. Le plan partage l'animal en deux moitiés, droite et gauche, images en miroir l'une de l'autre (Figure 7.9). Ce type de symétrie caractérise les animaux qui se déplacent activement, rampant ou nageant. Parce que les animaux bilatéraux se déplacent dans une direction, ils affrontent le milieu par une des extrémités du corps. Au niveau de celle-ci se développent les structures complexes sensorielles, nerveuses et de nutrition. Il en résulte la formation d'une tête bien distincte ; le processus porte le nom de **céphalisation** (Gr. *kephale*, tête). La tête marque l'extrémité antérieure. L'extrémité opposée, postérieure est l'extrémité caudale. D'autres termes importants sont associés au plan d'organisation bilatéral des animaux. Ils sont présentés dans les Tableaux 7.2 et 7.3 et la Figure 7.9.

## Autres plans d'organisation

En plus de la symétrie du corps, d'autres plans d'organisation sont reconnaissables. Dans un contexte plus large, ils reflètent de grandes tendances évolutives. Comme il a été précisé précédemment, elles ne s'inscrivent pas dans les séquences exactes de l'évolution animale.

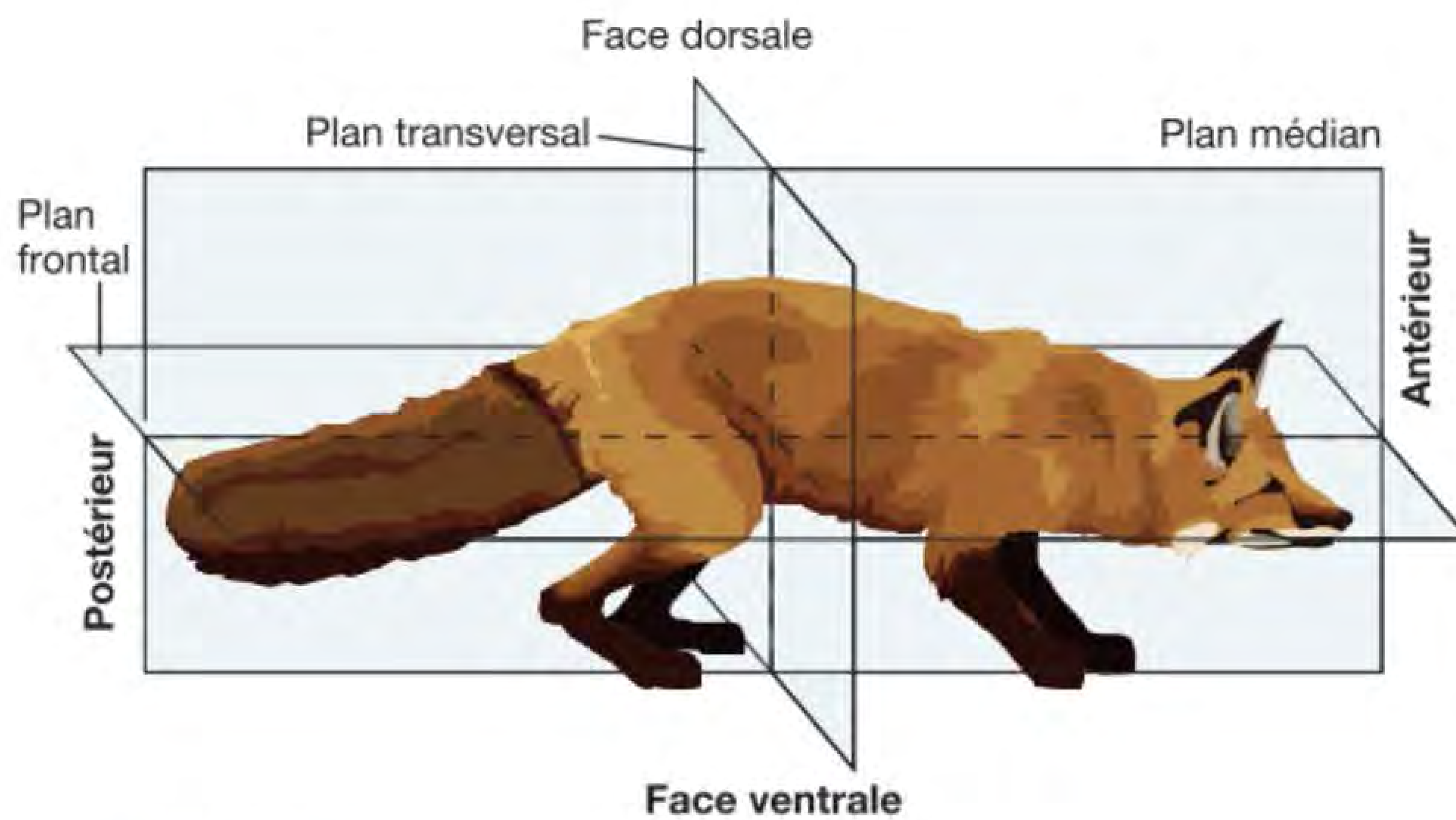



**FIGURE 7.9**

**Symétrie bilatérale.** Les plans et les axes d'orientation utilisés pour spécifier la localisation des différentes parties d'un animal bilatérien. Cet animal, comme ce renard, a un plan de symétrie. Le plan médian imaginaire est le seul à partir duquel l'animal peut être coupé en deux moitiés, images en miroir l'une de l'autre.

**TABLEAU 7.3**
**Les termes utilisés pour définir l'orientation d'un animal**

| TERMES | DESCRIPTION |
|---|---|
| Aboral | L'extrémité opposée à la bouche d'un animal à symétrie radiaire |
| Oral | L'extrémité qui renferme la bouche d'un animal à symétrie radiaire |
| Antérieur | L'extrémité céphalique ; habituellement l'extrémité d'un animal bilatéral qui affronte le milieu |
| Postérieur | L'extrémité caudale |
| Caudal | En direction de la queue |
| Céphalique | En direction de la tête |
| Distal | Eloigné du point d'attachement d'une structure sur le corps (ex : les doigts sont distaux par rapport au genou) |
| Proximal | Vers le point d'attachement d'une structure sur le corps (ex : la hanche, proximale par rapport au genou) |
| Dorsal | Le dos d'un animal ; habituellement la surface supérieure ; synonyme de *postérieur* pour les animaux qui marchent à la verticale |
| Ventral | Le ventre d'un animal ; habituellement la surface inférieure ; synonyme de *antérieur* pour les animaux qui se déplacent verticalement |
| Inférieur | Au-dessous d'un point de référence (ex : la bouche est inférieure au nez chez les humains) |
| Supérieur | Au-dessus d'un point de référence (ex : le cou est supérieur à la poitrine) |
| Latéral | Eloigné du plan qui divise un animal bilatéral en images en miroir |
| Médial (médian) | Sur ou près du plan qui divise l'animal bilatéral en images en miroir |

## *Le niveau d'organisation unicellulaire (cytoplasmique)*

Les organismes formés d'une seule cellule ou d'agrégats de cellules ont une organisation de niveau cellulaire. L'organisation unicellulaire est caractéristique des protistes. Certains zoologistes préfèrent qualifier cette organisation de cytoplasmique pour bien marquer le fait que toutes les fonctions vitales se déroulent dans l'espace limité par la membrane plasmique. L'organisation unicellulaire n'est pas « simple ». Tous les organismes unicellulaires réalisent les fonctions de locomotion, prise de nourriture, digestion, régulation hydrique et ionique, perception sensorielle et reproduction dans le cadre d'une seule cellule (N. d. T. : la cellule-organisme).

Les agrégats cellulaires (colonies) sont des associations lâches de cellules entre lesquelles l'interdépendance, la coopération ou la fonction de coordination sont faibles – toutefois, les agrégats de cellules ne doivent pas être considérés comme des tissus (*voir Chapitre 2*). Malgré l'absence d'interdépendance, ces organismes montrent une certaine division du travail. Certaines cellules peuvent être spécialisées pour réaliser les fonctions de reproduction, de nutrition ou de structuration.

## *Organisation diploblastique (N. d. T. ou diblastique)*

Les cellules sont organisées en tissus dans la plupart des phyla animaux. L'organisation **diplobastique** (Gr. *diploos*, deux feuillets + *blaste*, germe) est le niveau d'organisation tissulaire le plus simple (Figure 7.10). Les régions du corps sont organisées en deux feuillets qui dérivent de deux feuillets embryonnaires. L'**ectoderme** (Gr. *ektos*, extérieur + *derm*, peau) donne naissance à l'épiderme, la couche externe de la paroi du corps. L'**endoderme** (Gr. *endo*, à l'intérieur) fournit le gastroderme, le tissu qui limite la cavité digestive. Entre l'épiderme et le gastroderme se localise la mésoglée. Elle peut ou non renfermer des cellules qui dérivent toujours de l'ectoderme ou de l'endoderme. Quand les cellules sont présentes, on lui donne parfois le nom de mésenchyme, réservant le terme de « mésoglée » à la structure acellulaire. Dans ce texte, c'est le terme général de mésoglée qui est employé.

Les cellules dans chaque couche tissulaire sont fonctionnellement interdépendantes. Le gastroderme renferme des cellules digestives et des cellules musculaires ; l'épiderme contient des cellules

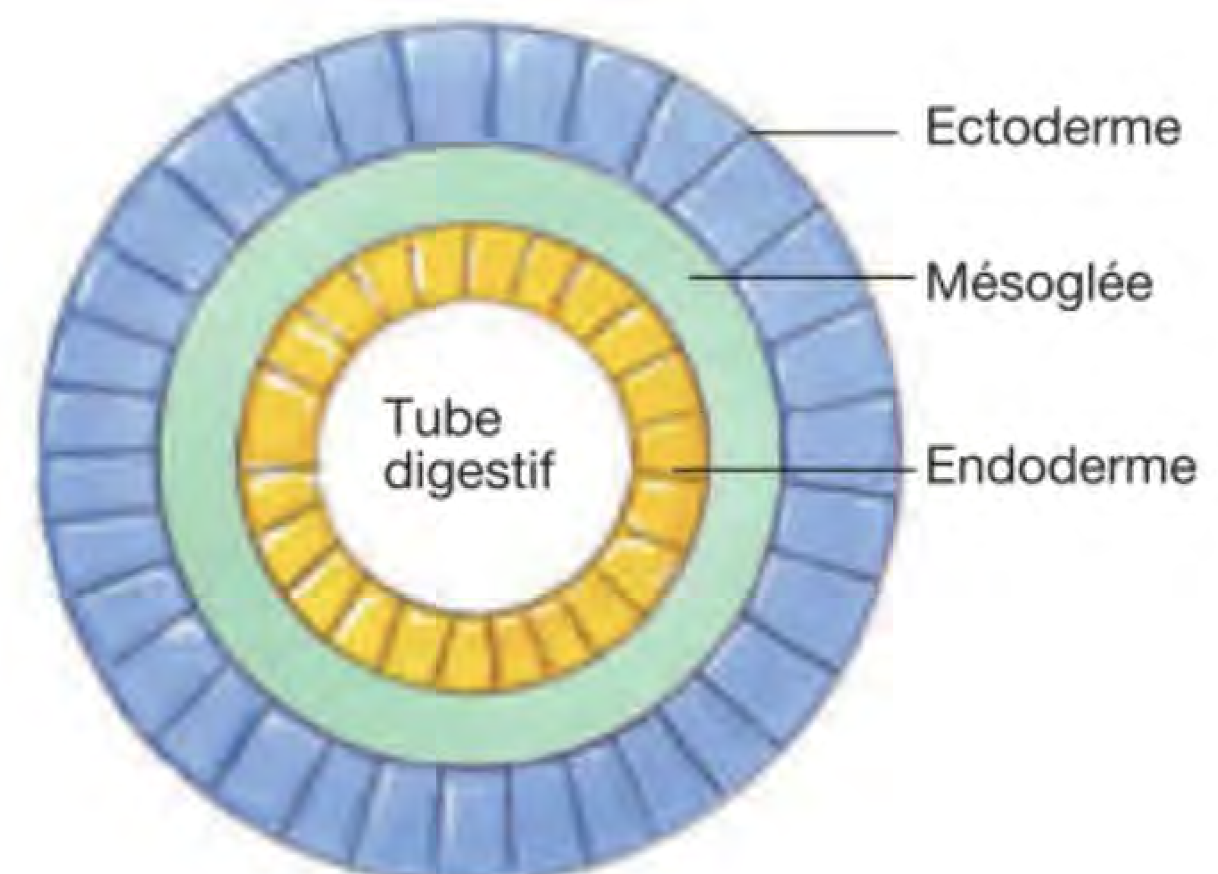



**FIGURE 7.10**

**Plan d'organisation diploblastique.** Les animaux diploblastiques ont des tissus qui dérivent de l'ectoderme et de l'endoderme. Ces deux feuillets sont séparés par une mésoglée non cellulaire.

épithéliales et des cellules musculaires. (N. d. T. : les cellules musculaires ne sont pas des cellules musculaires vraies mais des cellules myoépithéliales). Les mouvements nutritifs de *hydra* ou de nage d'une méduse ne sont possibles que lorsque des groupes de cellules coopèrent, révélant une organisation de niveau tissulaire.

## Organisation triploblastique (N. d. T. ou triblastique)

Les animaux décrits dans les Chapitres 10 à 22 sont triploblastiques (Gr. *treis*, trois + *blaste*, germe) : leurs tissus dérivent de trois feuillets embryonnaires. Comme chez les diploblastiques, les dérivés de l'ectoderme forment la couche externe de la paroi du corps et ceux de l'endoderme limitent le tube digestif. Un troisième feuillet embryonnaire est pris en sandwich entre l'ectoderme et l'endoderme. C'est le **mésoderme** (Gr. *meso*, au milieu) à l'origine des cellules de support, des cellules musculaires et des cellules sanguines notamment. La plupart des animaux triploblastiques ont un niveau d'organisation qui se situe à l'échelle des organes et des systèmes. Les tissus sont organisés pour former les systèmes excréteur, nerveux, digestif, reproducteur, circulatoire et autres. Les animaux triploblastiques ont généralement une symétrie bilatérale (ou ont dérivé d'ancêtres bilatéraux) et sont relativement actifs.

Les animaux triploblastiques sont répartis en plusieurs sous-groupes qui se distinguent par la présence ou l'absence d'une cavité du corps et sur le type de cavité, lorsque celle-ci est présente. La cavité corporelle est un espace rempli de liquide dans lequel les organes internes sont suspendus et séparés de la paroi. Ces cavités sont avantageuses car elles

1. Offrent plus d'espace pour le développement des organes.
2. Offrent une plus grande surface pour la diffusion des gaz, des nutriments et des déchets dans et hors des organes.
3. Constituent des aires de stockage.
4. Agissent souvent comme des squelettes hydrostatiques.
5. Constituent un véhicule pour éliminer du corps les déchets et les gamètes.
6. Facilitent l'augmentation de taille du corps.

Les squelettes hydrostatiques méritent quelques commentaires supplémentaires. Les liquides fournissent un support tout en permettant au corps de rester flexible. Les squelettes hydrostatiques peuvent être comparés à des ballons remplis d'eau qui sont rigides mais flexibles. Parce que l'eau dans le ballon est incompressible, le fait d'appuyer sur une extrémité entraîne l'élongation du ballon. La compression des deux extrémités entraîne son gonflement. De la même façon, les muscles de la paroi du corps qui agissent sur le liquide coelomique sont responsables du mouvement et des changements de forme de beaucoup d'animaux.

### Le plan d'organisation des triploblastiques acoelomates

Les triploblastiques dont les dérivés mésodermiques forment une masse solide et pleine entre les dérivés ecto- et endodermiques sont des **acoelomates** (Gr. *a*, sans + *kilos*, creux) (Figure 7.11*a*). Certaines cellules, plus ou moins densément regroupées, constituent un tissu auquel on donne le nom de parenchyme. Les cellules parenchymateuses ne sont apparemment pas spécialisées dans la réalisation d'une fonction particulière.

### Le plan d'organisation des triploblastiques pseudo-coelomates

Un **pseudo-coelome** (Gr. *false*, faux) est une cavité non entièrement limitée par le mésoderme (Figure 7.11*b*). Aucun tissu musculaire ou conjonctif n'est associé au tractus digestif, aucune lame mésodermique ne tapisse la surface interne de la paroi du corps, aucune lame mésodermique ne suspend les organes dans la cavité.

### Le plan d'organisation des triploblastiques coelomates

Un **coelome** est une cavité complètement entourée par le mésoderme (Figure 7.11*c*). Une fine lame mésodermique, le péritonéum, tapisse la face interne de la paroi et est en continuité avec la séreuse qui recouvre les organes viscéraux. Le péritonéum et la séreuse suspendent les structures viscérales dans la cavité. Les lames qui assurent la suspension sont des mésentères. La présence de dérivés mésodermiques, comme les muscles et le tissu conjonctif, optimise le fonctionnement des organes internes auxquels ils sont associés. Les chapitres qui suivent décrivent différentes variations autour de ce plan d'organisation.

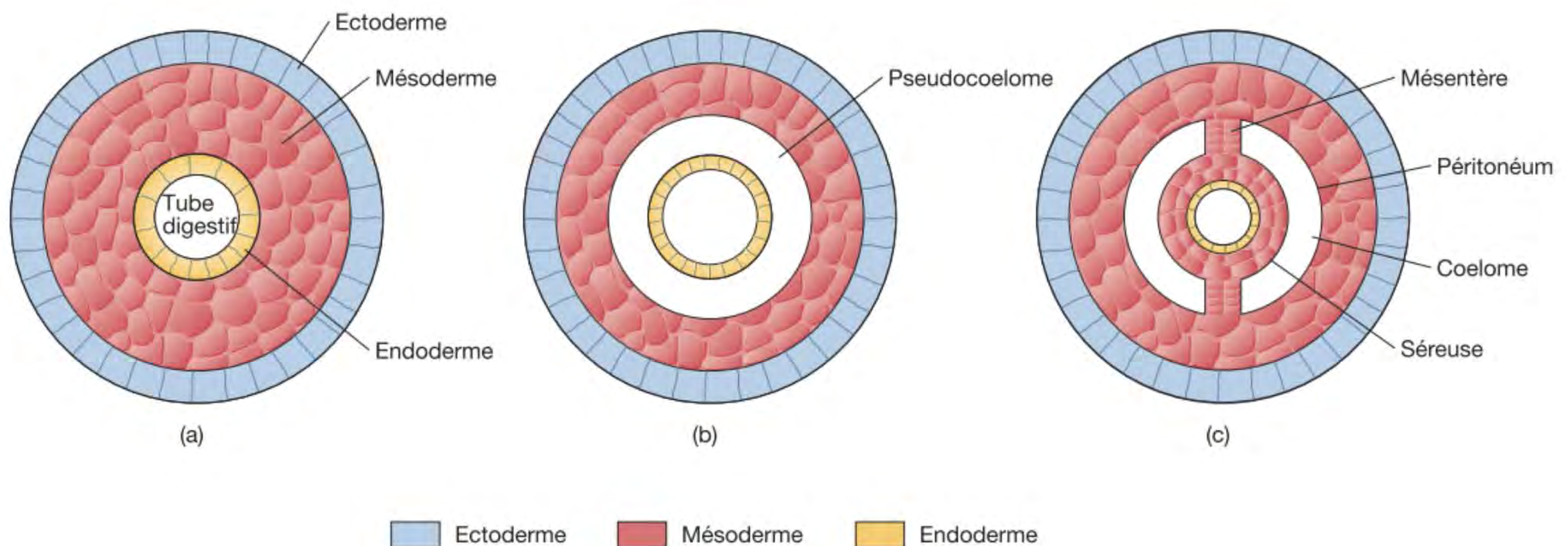



**FIGURE 7.11**

**Plans d'organisation triploblastiques.** Les animaux triploblastiques ont des tissus qui dérivent de l'ectoderme, du mésoderme et de l'endoderme. (*a*) Le plan d'organisation d'un triplobastique acoelomate. (*b*) Le plan d'organisation d'un triploblastique pseudocoelomate. Noter l'absence de limite mésodermique autour du tractus digestif. (*c*) Le plan d'organisation triploblastique coelomate. Des tissus dérivés du mésoderme entourent complètement le coelome.

### Synthèse de la section 7.2

Les corps des animaux sont organisés autour d'un point ou d'un axe. Chez ceux qui ont une symétrie radiaire l'agencement se fait autour de l'axe oral-aboral. Chez les animaux à symétrie bilatérale l'arrangement se fait par rapport à l'axe longitudinal. Le type d'organisation est souvent associé à un mode particulier de vie. Les protistes et les animaux sont constitués de cellules. Chez les animaux elles sont organisées en couches ou feuillets. Les animaux peuvent être diploblastiques, triploblastiques acoelomates, pseudo-coelomates ou coelomates. Les cavités du corps favorisent l'augmentation de taille et la complexification.

***L'évolution est souvent présentée comme entraînant une plus grande complexité ainsi qu'une augmentation de la taille du corps. Avez-vous en tête un exemple où elle occasionnerait au contraire une simplification ou une réduction de la taille ?***

## 7.3 Niveaux supérieurs de la taxonomie animale

### Compétence à acquérir

1. Comparer les protostomiens et les deutérostomiens.

Les animaux sont considérés comme monophylétiques (c'est-à-dire ayant un ancêtre exclusif) en raison des similarités impressionnantes de leur organisation cellulaire. Il y a 0,6 milliard d'années, au début de la période Cambrienne, est intervenue une explosion évolutive qui a été à l'origine de tous les phyla modernes (et d'autres qui sont maintenant éteints) (*voir Aperçus évolutifs, page 120*). Elle est connue sous le nom « d'explosion Cambrienne » car elle s'est réalisée sur une période relativement courte de 100 millions d'années. La description succincte des niveaux supérieurs de la taxonomie animale nous aide à appréhender les relations possibles entre les phyla.

Les relations de parenté entre les phyla ont été très difficiles à établir avec certitude. Les preuves morphologiques et embryologiques ont été confrontées aux preuves moléculaires, principalement apportées par les études de l'ARNr. Quatre phyla, ont probablement émergé indépendamment des autres groupes d'animaux : les Mésozoaires, les Porifères, les Cnidaires et les Cténophores. Les Cnidaires et les Cténophores sont communément regroupés (les Radiata) sur la base de leur symétrie radiaire et leur organisation diploblastique. Les études récentes, toutefois, suggèrent que les Cténophores sont, en fait, des triploblastiques et leur symétrie radiale apparente est une acquisition secondaire. L'origine indépendante de ces quatre phyla est reportée dans la Figure 7.12.

Les animaux autres que ceux que nous venons de mentionner ont une symétrie bilatérale et partagent probablement le même

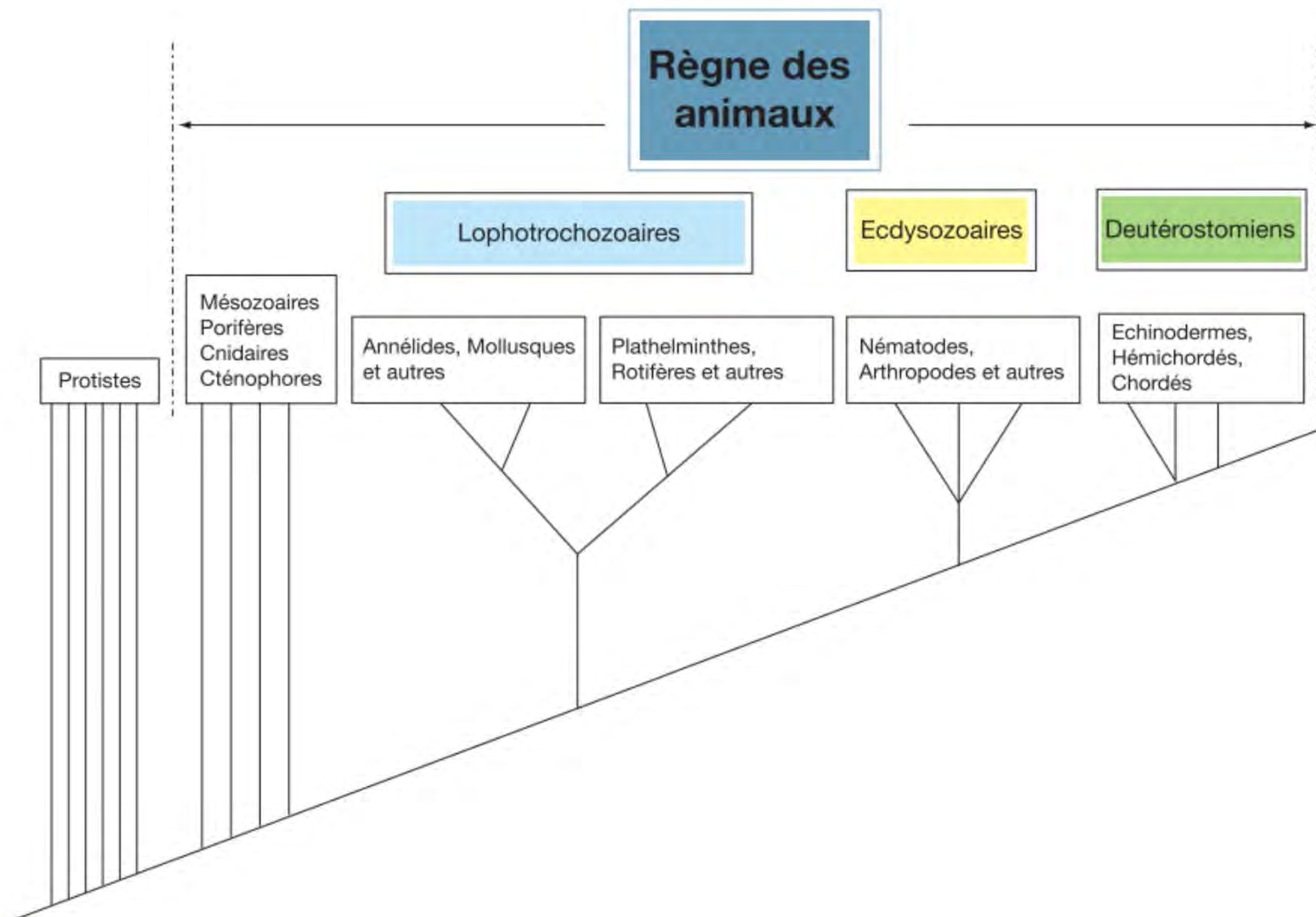



**FIGURE 7.12**

**Taxonomie animale.** L'exploitation des données moléculaires a modifié les interprétations des zoologistes sur la taxonomie animale. Cet arbre fait ressortir une origine indépendante des phyla des mésozoaires, des porifères, des cnidaires et des cténophores. Les phyla rassemblant les animaux à symétrie bilatérale sont répartis en trois groupes. Les Lophotrochozoaires sont des protostomiens qui ne muent pas. Ils incluent les annélides, les mollusques et d'autres. Les Ecdysozoaires sont des protostomiens qui muent. Ils comprennent les nématodes, les arthropodes et d'autres. Les Deutérostomiens regroupent les échinodermes, les hémichordés et les chordés.

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

### Les origines des animaux

L'échelle des temps géologiques est marquée par des évènements géologiques et biologiques significatifs comme, l'origine de la terre il y a 4,6 milliards d'années environ, l'origine de la vie autour de 3,5 milliards d'années, l'origine des formes de vie eucaryotes à 1,5 milliard d'années à peu près et l'origine des animaux qui remonte à 1 milliard d'années (*voir intérieur de la deuxième page de couverture*). Durant une période géologique courte de 100 millions d'années, tous les phyla d'animaux actuels (avec d'autres animaux aujourd'hui éteints) sont présents dans les échantillons de fossiles. Cette apparition rapide et cette diversification correspondent à ce qu'il est commun d'appeler « l'explosion Cambrienne ».

Depuis Darwin les scientifiques se sont posé beaucoup de questions sur cette « explosion ». Pourquoi est-elle intervenue si tard dans l'histoire de la terre ? L'origine de la multicellularité est un pas relativement simple comparé à l'origine de la vie elle-même. Pourquoi si peu de fossiles pour documenter les séries de changements évolutifs durant l'évolution des phyla d'animaux ? Pourquoi la vie animale a-t-elle évolué si rapidement ? Les paléontologistes continuent à chercher des échantillons fossiles pour répondre à ces questions.

Un des gisements fossilifères les plus anciens est la formation Doushantouo dans la province du Guishou de la Chine du sud. Ses fossiles ont été datés à 600 millions d'années environ. Les fossiles récoltés sont une grande variété d'œufs et d'embryons ainsi que de petites éponges (phylum des Porifères) et des méduses (phylum des Cnidaires). Ces fossiles comprennent aussi un petit animal bilatéral appelé *Vernanimalcula*. Il a l'organisation d'un triploblastique avec un tractus digestif complet et des cavités coelomiques bien développées. Cela suggère que l'évolution animale était déjà en route bien avant 600 millions d'années.

La formation fossile d'Ediacara date aussi de 600 millions d'années et s'étend dans le temps jusqu'à la période cambrienne à environ 570 millions d'années. Bien que son nom fasse référence à un site localisé en Australie, la formation d'Ediacara a une large distribution dans le monde. Elle renferme beaucoup de représentants des cnidaires. D'autres fossiles ont été interprétés comme ressemblant à des mollusques et d'autres encore à des arthropodes. Des sillons d'animaux de type ver ont été identifiés. Tous les animaux des formations de Doushantouo et d'Ediacara ont un corps mou et petit ce qui rendait la fossilisation difficile et peu probable. C'est ce qui explique qu'il y ait si peu de preuves témoignant d'une évolution animale avant la période cambrienne.

Un autre gisement fossilifère apporte les preuves de l'explosion cambrienne. Connue sous le nom de schistes de Burgess, cette formation est dans le *Yoho National Park* des Montagnes Rocheuses Canadiennes de la Colombie Britannique (Figure 7.1 de l'encadré). Peu après l'explosion cambrienne, des coulées de boue ont enterré rapidement des milliers d'animaux marins dans des conditions qui ont favorisé la fossilisation. Ces lits fossilifères apportent la preuve de la présence de pratiquement tous les 34 phyla d'animaux actuels, plus à peu près vingt autres formes animales qui, étant tellement différentes de n'importe quel animal moderne, ne peuvent être assignées à aucun phylum



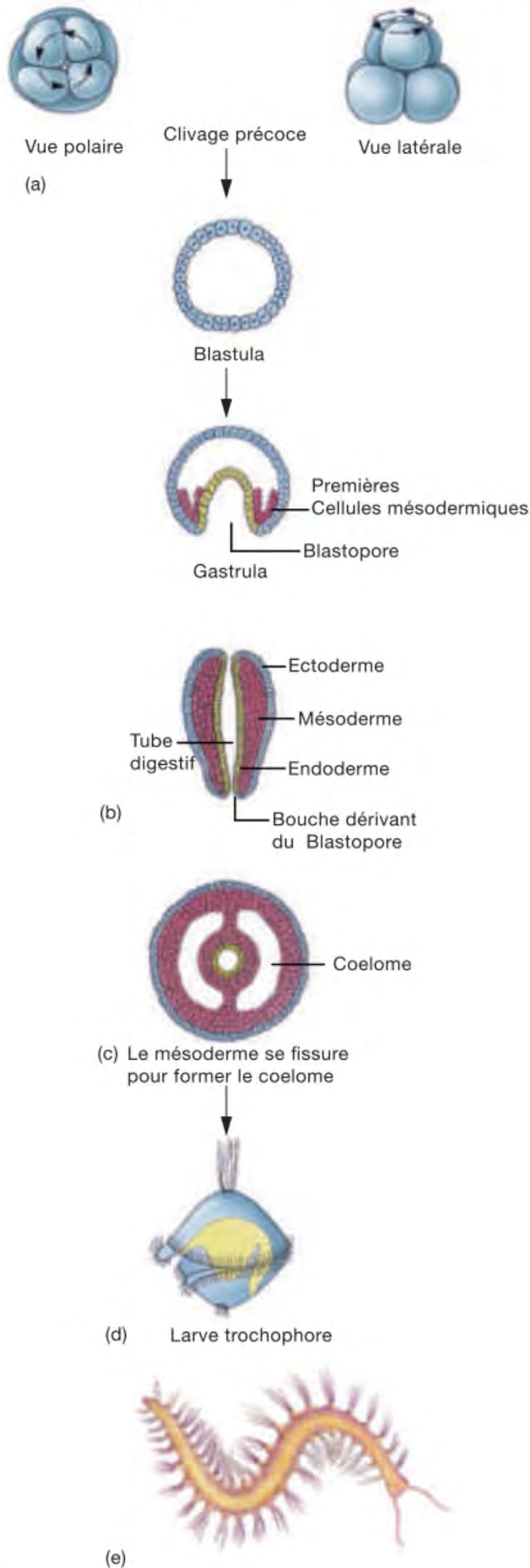
**FIGURE 7.1** **Les schistes de Burgess.** Une reconstruction artistique de la faune de Burgess est présentée ici. Elle contient de nombreuses formes uniques de vie animale ainsi que les représentants des phyla animaux décrits dans ce livre. Un trilobite (Arthropode) est en bas à gauche. Des éponges hautes (Porifères) sont à droite et à gauche du plan avant. Sidneyia (Arthropode) est sur le fond, au milieu du premier plan et à gauche.

connu. Parmi ces animaux se trouvent un prédateur nageur de grande taille appelé *Anomalocaris* et un animal à corps mou, mangeur de détritus ou d'algues, nommé *Wiwaxia*. Les schistes de Burgess renferment également des fossiles de beaucoup de représentants éteints de phyla modernes. Par exemple, *Sidneyia*, est membre d'un groupe d'Arthropodes auparavant inconnu (insectes,araignées, mites, crabes ).

Les formations fossiles comme Ediacara et Burgess montrent que l'évolution ne peut pas toujours être vue comme une lente progression. L'explosion cambrienne implique une rapide diversification évolutive suivie par l'extinction de beaucoup d'animaux uniques. Pourquoi cette évolution fut-elle si rapide ? Personne ne sait vraiment. Beaucoup de zoologistes pensent que cela tient à la diversité des niches écologiques disponibles et l'absence de compétition. D'autres suggèrent que la présence de squelettes minéralisés et le mode de vie prédateur qui a marqué le début de la période cambrienne ont favorisé cette rapidité. Les études moléculaires peuvent fournir des indices. Les variations dans la mise en place des plans d'organisation au cours du développement sont contrôlées par les gènes *Hox* (gènes à *homeobox*, *voir p. 71*). Ces gènes, comme nous l'avons déjà dit, spécifient l'identité des régions du corps et la séquence selon laquelle elles se développent. De légères modifications dans quelques-uns de ces gènes peuvent entraîner d'importants changements dans la forme du corps. L'émergence rapide de différentes formes au cours de la période cambrienne peut refléter des changements intervenus dans l'évolution des complexes de gènes *Hox*.

ancêtre commun. Les animaux bilatériens sont répartis dans deux branches sur la base de caractéristiques embryologiques, notamment les modes précoces de clivage des œufs et de formation du coelome.

Les **Protostomiens** comprennent les phyla suivants : Plat(y) helminthes, Nématodes, Mollusques, Annelides, Arthropodes ainsi que d'autres. La Figure 7.13*a-e* montre les caractéristiques du développement qui unifient ces phyla. L'une d'elles concerne les premières étapes du clivage de l'œuf. Dans le clivage spiral, le fuseau mitotique est orienté obliquement par rapport à l'axe du zygote. Une telle orientation produit un embryon à huit cellules (N. d. T : les cellules sont des blastomères) dont celles de la rangée supérieure sont décalées de 45° par rapport à celles de la rangée inférieure. Une



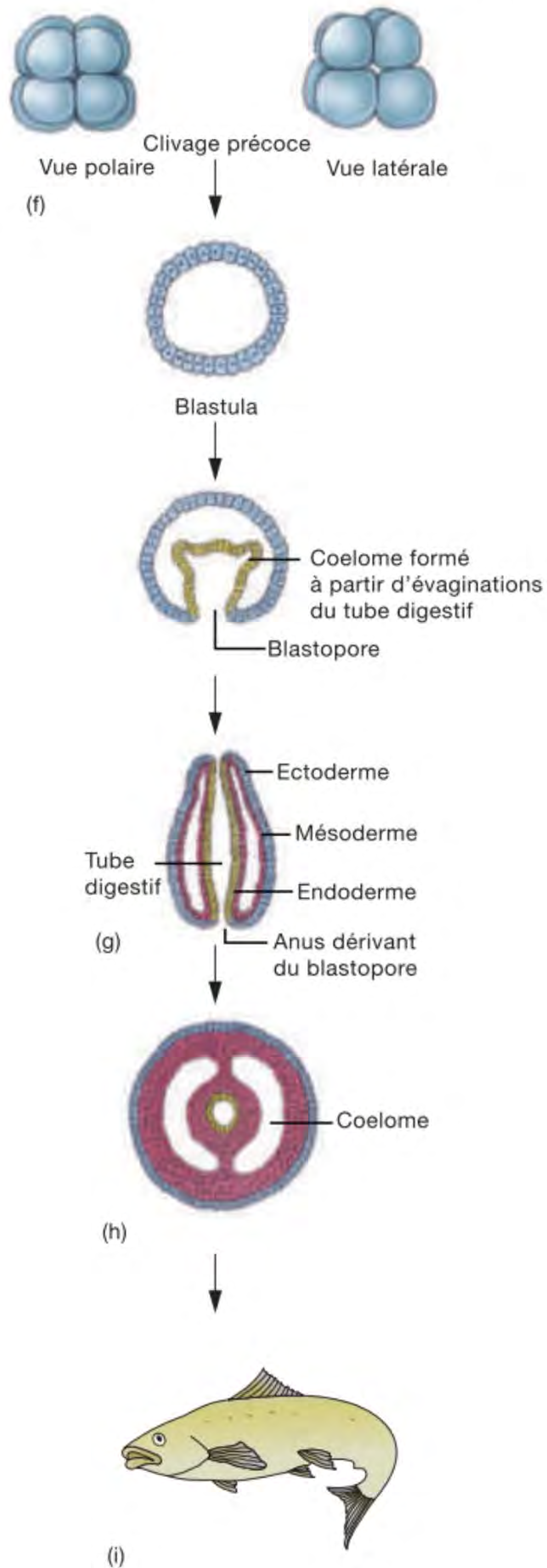




**FIGURE 7.13**

**Les caractéristiques du développement.** Le développement protostomien est caractérisé par (*a*) un clivage de l'œuf spiral et déterminé, (*b*) la bouche qui dérive du blastopore embryonnaire (N. d. T le blastopore est l'ouverture du tube digestif embryonnaire ou archentéron), (*c*) la formation du coelome par schizocoelie et (*d*) une larve trochophore. Un annélide polychète est un exemple de protostomien adulte (*e*). Le développement deutérostomien est caractérisé par (*f*) un clivage de l'œuf radiaire et indéterminé, (*g*) un anus qui se forme dans la région du blastopore et (*h*) la formation du coelome par entérocoelie. Les membres du phylum des Chordés sont des deutérostomes (*i*).

seconde caractéristique de beaucoup de protostomiens est que le clivage est déterminé c'est-à-dire que le destin des cellules est fixé très tôt dans le développement. Ainsi des cellules isolées d'embryons aux stades 2 ou 4 n'engendrent jamais d'organismes complets. Les modes de formation du tube digestif embryonnaire et du coelome sont deux autres caractéristiques du développement des protostomiens. Beaucoup d'entre eux ont une larve en forme de toupie appelée **larve trochophore**.

Les **Deutérostomiens**, autre branche des bilatériens, incluent les animaux qui appartiennent aux phyla des Echinodermes, Hemichordés, Chordés et autres. La Figure 7.13*f-i* présente les caractéristiques développementales qui les unifient. Dans le clivage radiaire, les fuseaux mitotiques sont orientés perpendiculairement à l'axe du zygote et les blastomères sont superposés. Le clivage est indéterminé, le destin des cellules est fixé tardivement et des blastomères isolés peuvent engendrer des organismes complets. Les modes de formation du tractus digestif et du coelome diffèrent de ceux des protostomiens. Les stades larvaires des deutérostomes, lorsqu'ils sont présents, appartiennent à plusieurs types.

Dans les dix dernières années, les données apportées par les analyses phylogénétiques moléculaires ont amené les zoologistes à reconsidérer les regroupements des bilatériens. Ces analyses suggèrent que les protostomes se répartissent dans deux grands lignages monophylétiques, les Ecdysozoa (Ecdysozoaires) et les Lophotrochozoa (Lophotrochozoaires). Les **Ecdysozoaires** comprennent les arthropodes (insectes et groupes apparentés) et les nématodes (vers ronds) dont le corps est recouvert d'une cuticule, qui, pendant leur phase de croissance, est éliminée périodiquement au cours de mues. Les **Lophotrochozoaires** rassemblent les annélides (vers segmentés) et les mollusques (bivalves, limaces et formes apparentées). Le nom du groupe fait référence à la présence de certaines structures de capture des aliments (N. d. T. : le lophophore) et de la larve trochophore ou ses dérivés chez certains des membres de ce groupe.

Plusieurs petits phyla, initialement considérés comme deutérostomiens, ont été exclus de ce groupe. Ce sont les Chaetognathes, les Brachiopodes, les Ectoproctes et les Phoronidiens.

Dans ce livre, ils sont placés parmi les lophotrochozoaires. Toute révision taxonomique concernant les niveaux supérieurs est toujours controversée. Les auteurs du livre ont adopté la taxonomie récente qui s'appuie largement sur les données moléculaires. Nous pensons que cette façon de voir la phylogénie animale est conforme à celle de la plupart des zoologistes. Les chapitres 8 à 22 traitent des protistes et des phyla animaux. La taxonomie traditionnelle est brièvement rappelée chaque fois qu'elle est en désaccord avec les interprétations phylogénétiques des groupes concernés.

### Synthèse de la section 7.3

Les animaux constituent un groupe monophylétique. Quelques phyla ont émergé indépendamment des autres groupes. Les animaux à symétrie bilatérale dérivent d'un ancêtre commun. Les protostomiens partagent des caractéristiques embryologiques comme le clivage spiral déterminé de l'œuf et se répartissent en lophotrochozoaires et ecdysozoaires. Les deutérostomiens sont caractérisés par un clivage radiaire et indéterminé de l'œuf.

***La répétition de parties du corps, ou segmentation, fut un caractère dont on a cru qu'il unifiait les Arthropodes et les Annélides dans un même lignage. La segmentation est aussi présente chez les Chordés. Elle ne l'est pas chez les Echinodermes, les Nématodes, les Rotifères et d'autres phyla bilatériens. En tenant compte de cette information et de la figure 7.12, comment doit-on réellement concevoir l'origine évolutive de la segmentation ?***

## Résumé

**7.1 Classification des organismes**

La systématique est l'étude de l'histoire évolutive et de la classification des organismes. Le système binomial de classification, établi par von Linné, est utilisé.

Les organismes sont classés en grandes catégories appelées règnes. Le système de classification actuelle, reposant sur la distinction des cinq règnes, a été établi après que de nouvelles informations aient permis de préciser les relations entre monères (Monera) et protistes. (N. d. T. : anciennement, les protistes représentaient l'ensemble des organismes unicellulaires et les monera étaient ceux qui ne possédaient pas de noyau. Les cyanobactéries, qui étaient alors rattachées aux plantes, en étaient exclues).

Les trois approches modernes de la systématique sont la systématique évolutive, la taxonomie numérique et la systématique phylogénétique ou cladistique. Le but ultime de la systématique est d'établir les relations évolutives dans les groupes monophylétiques. La systématique évolutive utilise les homologies et range les différents caractères selon leur importance pour établir les relations évolutives. Elle prend en compte les différentes vitesses d'évolution dans les groupes taxonomiques. La systématique phylogénétique (cladistique) établit ses relations à partir des caractéristiques dérivées qui sont partagées. Les cladistes ne cherchent pas à apprécier l'importance de ces caractéristiques. Les méthodes de la cladistique, auxquelles adhèrent actuellement les taxonomistes, ont conduit à remettre en question certains des groupements de la classification traditionnelle des animaux.

**7.2 Plans d'organisation**

Les corps des animaux sont organisés selon une diversité infinie de formes et de variations autour de certains plans d'organisation de base. La symétrie décrit l'arrangement des différentes parties du corps autour d'un point ou d'un axe.

D'autres particularités des plans concernent l'association des cellules en tissus, l'agencement des tissus en organes et des organes en systèmes.

**7.3 Niveaux supérieurs de la taxonomie animale**

Les informations fournies par les données moléculaires ont été récemment utilisées pour tenter de préciser les concepts traditionnels qui intéressent les niveaux les plus élevés de la taxonomie animale. Ces tentatives ont conduit beaucoup de zoologistes à conclure que les Mésozoaires, les Porifères, les Cnidaires et les cténophores ont émergé de façon indépendante les uns des autres et que les animaux bilatériens se répartissent dans trois groupes monophylétiques : les Lophotrochozoaires, les Ecdysozoaires et les Deutérostomiens.

## Questions de révision sur le concepts

1. Laquelle des propositions suivantes représente un ordre hiérarchique allant du niveau le plus large au niveau le plus spécifique ?
   a. Espèce, genre, famille, ordre, classe, phylum, domaine
   b. Domaine, phylum, classe, ordre, famille, genre, espèce
   c. Famille, ordre, classe, domaine, phylum, espèce, genre
   d. Genre, espèce, classe, famille, ordre, phylum, domaine
2. Une lenteur dans le changement évolutif d'une caractéristique est appelée
   a. constance évolutive.
   b. conservation évolutive.
   c. monophylie.
   d. paraphylie.
3. Un regroupement d'animaux qui inclut un ancêtre commun unique et tous ses descendants est un groupe
   a. conservé
   b. paraphylétique
   c. monophylétique
   d. polyphylétique
4. Les attributs d'un ancêtre commun qui sont conservés dans les groupes qui en descendent sont des
   a. symplésiomorphies.
   b. caractères dérivés.
   c. synapomorphies.
   d. caractères nodaux.
5. Un animal possède une cavité corporelle, une couche de muscles qui tapisse la surface externe de la paroi du corps et un tractus digestif sans musculature et tissu conjonctif associés. C'est un
   a. diploblastique.
   b. triploblastique acoelomate.
   c. triploblastique pseudocoelomate.
   d. triploblastique coelomate.

## Questions d'analyse et d'application

1. Dans un sens, le système de classification des animaux au-dessus du niveau de l'espèce est artificiel. Dans un autre, il est réel. Expliquez ce paradoxe.
2. Donnez six noms scientifiques distincts à six espèces animales hypothétiques. Assurez-vous que ces espèces correspondent à trois genres différents. Etre sûr que la forme utilisée pour écrire les noms scientifiques est correcte.
3. Décrivez les synapomorphies hypothétiques qui devraient résulter de l'assemblage d'un ordre et de deux familles (en plus des trois genres et des six espèces de la question 2).
4. Construisez un cladogramme, similaire à celui de la Figure 7.6, à partir des animaux hypothétiques des questions 2 et 3. Faites des dessins de vos animaux.

# 8

# Les protistes ressemblant à des animaux : les protozoaires



## Plan du chapitre



## 8.1 Perspective évolutive des protistes

### Compétences à acquérir

1. Préciser pourquoi les protistes sont considérés comme polyphylétiques.
2. Préciser en quoi certains protistes ressemblent à des végétaux et d'autres à des animaux.

Quelles sont vos « racines » ? Alors que beaucoup de gens répondent à la question en remontant leur arbre familial sur plusieurs centaines d'années, les scientifiques remontent à l'origine de toutes les formes de vie sur terre, soit des millions et des milliards d'années. La première preuve de la présence de protistes est fournie par de petits fossiles datant de 1,5 milliard d'années. Ces fossiles ne sont pas plus grands que des bactéries et contiennent des structures limitées par une membrane. Les séries de fossiles indiquent que pratiquement tous les protistes et les phyla d'animaux actuels étaient représentés durant la période cambrienne, il y a 550 millions d'années. Malheureusement, les preuves fossiles des voies évolutives qui ont conduit à l'émergence de ces phyla sont peu abondantes. Les scientifiques essaient de les retracer en examinant la structure et la fonction des formes vivantes. Les sections « Perspective évolutive » des Chapitres 8 à 22 présentent des hypothèses sur l'origine des protistes et des phyla animaux. Ces hypothèses paraissent raisonnables à la plupart des zoologistes ; toutefois, elles ne sont pas testables et des interprétations alternatives sont proposées dans la littérature scientifique.



**Animation**
**Les trois domaines**

Comme précisé dans le Chapitre 7 (*voir Figure 7.2*) et montré dans l'arbre phylogénétique à l'intérieur de la page de couverture, les membres des trois domaines (Eubactéries, Archées et Eukaryotes) dérivent d'un ancêtre commun unique. Eubactéries et Archées ont divergé d'un ancêtre commun il y a environ 1,5 milliard d'années. Les membres anciens des Archées furent les premières formes vivantes de la planète. Les Archées et les Eubactéries contribuèrent probablement à l'émergence des protistes il y a 1,5 milliard d'années. L'hypothèse de l'endosymbiose est une des nombreuses explications de la façon dont cela a pu se passer (*voir Aperçus évolutifs, page 31*). La plupart des scientifiques pensent que les protistes dérivent de plus d'un groupe archéen ancestral. En accord avec la plus récente classification (basée sur des analyses morphologiques, biochimiques et physiologiques) la Société Internationale des Protistologistes reconnaît six clusters cohérents de protistes appelés super-groupes. Ces super-groupes représentent de nombreuses lignées évolutives. Les groupes d'organismes dont on pense qu'ils ont des origines séparées sont dits polyphylétiques (Gr. *polys*, plusieurs + *phylon*, race). Certains protistes sont plant-like car ils sont autotrophes (ils produisent leur propre matière). D'autres sont animal-like car ils sont hétérotrophes (ils se nourrissent d'autres organismes). Ce sont les protozoaires. Ils correspondent à quatre des six super-groupes de protistes. Par convenance, ils font l'objet d'un seul chapitre bien qu'ils ne forment pas un groupe monophylétique. Certains protozoaires

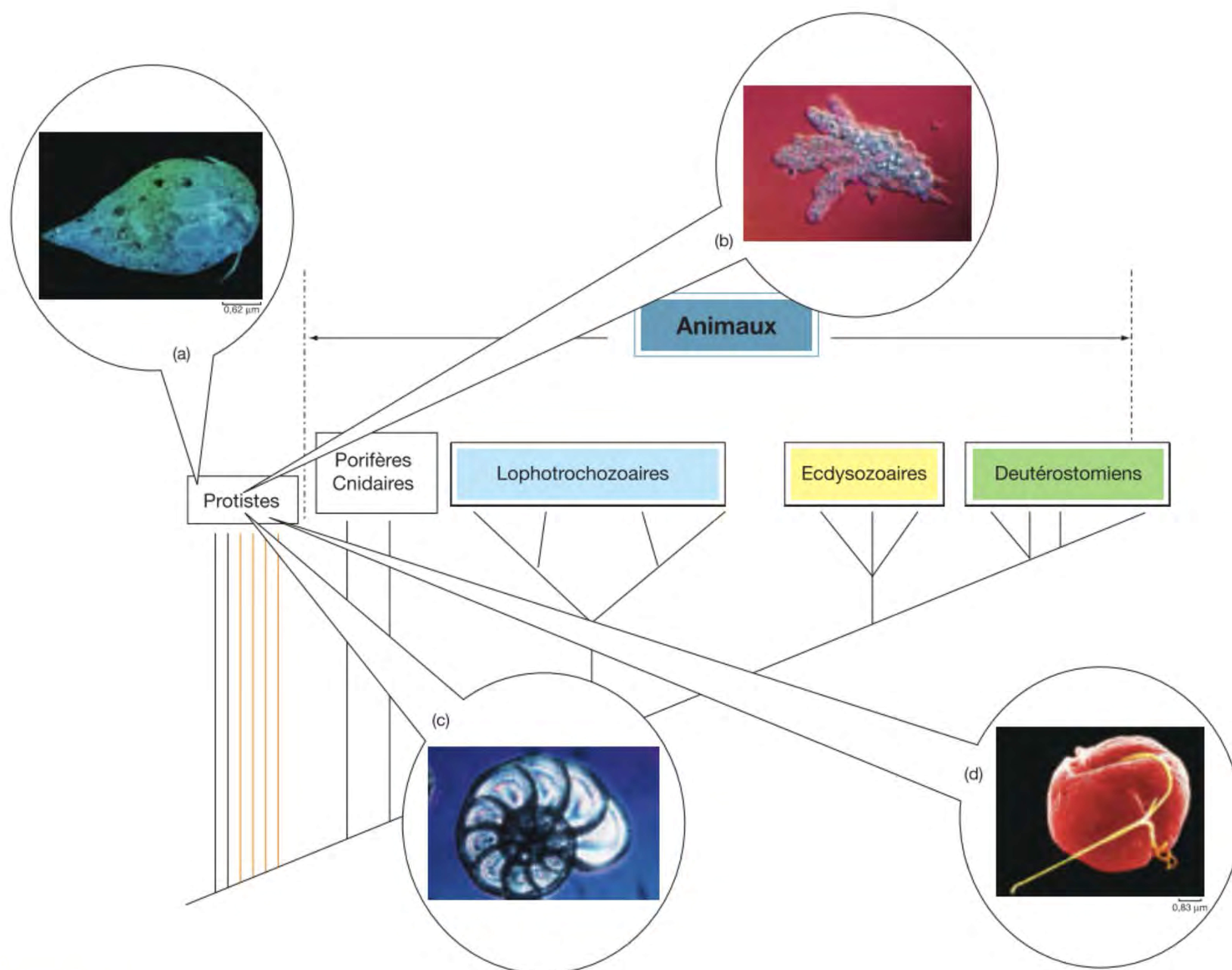



**FIGURE 8.1**

**Le challenge de la classification des protistes.** Notre connaissance des relations évolutives des protistes fait constamment l'objet de modifications. Les données les plus récentes suggèrent l'existence de six super-groupes monophylétiques majeurs. Quatre d'entre eux (en orange) renferment les protozoaires. Il faut considérer cela comme une hypothèse de travail. Beaucoup de questions concernant la façon de classer les protozoaires et la vision actuelle des protistes comme groupe polyphylétique sont soulevées par les résultats des méthodes nouvelles d'analyse moléculaire. Les exemples représentatifs des quatre super-groupes sont (*a*) *Excavata* (le protozoaire flagellé *Giardia intestinalis*), (*b*) *Amoebozoa* (l'amibe *Amoeba proteus*), (*c*) *Rhizaria* (le foraminifère *Polystomella*), et (*d*) *Chromalveolata* (le dinoflagellé *Gymnodinium*).

ont eu et continuent à exercer une influence importante sur la santé et le bien-être de l'homme. Ce sont eux (Figures 8.1 et 8.2) qui seront particulièrement étudiés dans ce chapitre.

### Synthèse de la section 8.1

Les groupes d'organismes qui dérivent de plusieurs ancêtres et ont donc des origines séparées sont polyphylétiques. Certains protistes sont principalement autotrophes (ils produisent leur propre nourriture) et ressemblent donc aux plantes (plant-like) alors que d'autres sont hétérotrophes (ils se nourrissent d'autres organismes) comme le sont les animaux (animal-like).

***Que sont les protistes ?***

## 8.2 La vie à l'intérieur d'une simple membrane plasmique

### Compétences à acquérir

1. Décrire un protozoaire.
2. Classer les organites des protozoaires impliqués dans la prise de nourriture et la digestion.
3. Expliquer comment les protozoaires se reproduisent.

Le terme de **protozoa** fait traditionnellement référence aux protistes chimioorganotrophes. (Les chimioorganotrophes sont les

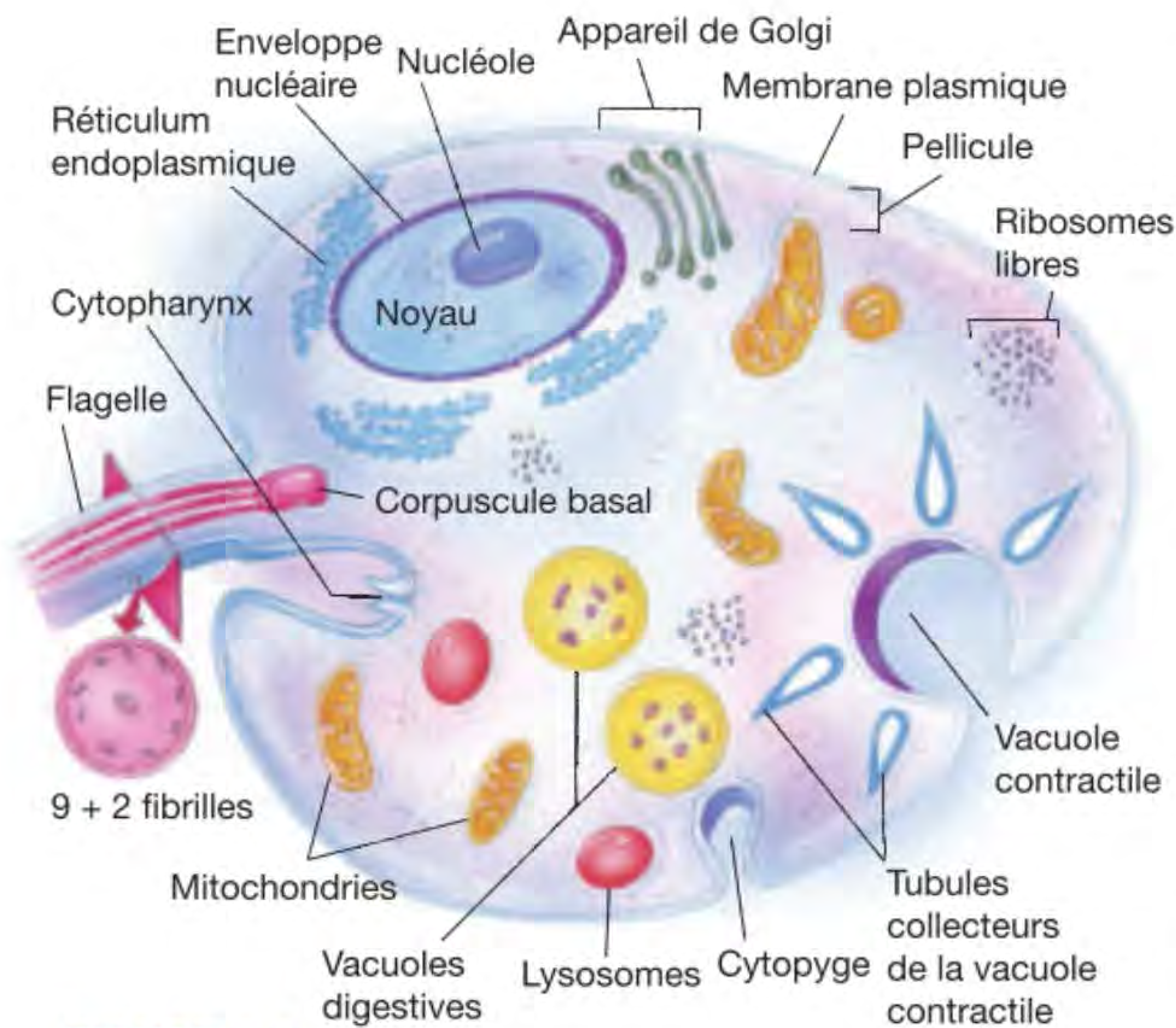



**FIGURE 8.2**

**Un protozoaire.** Représentation d'un protozoaire type à flagelle illustrant l'organisation de base du protozoaire. De « A LIFE OF INVERTEBRATES » *©1979 W. D. Russell-Hunter.*

organismes qui utilisent les composés organiques comme sources d'énergie, d'électrons et de carbone pour les biosynthèses). Les zoologistes qui se spécialisent dans l'étude des protozoaires sont des **protozoologistes** ; l'étude de tous les protistes, indépendamment de leur type métabolique, est la **protistologie**.

Par définition, un **protozoaire** (Gr. *proto*, premier + *zoa*, animal) est un organisme complet dont toutes les activités vitales se réalisent dans le territoire limité par la membrane plasmique. Celle-ci n'est pas doublée par une paroi collagénique ou chitineuse. Les protozoaires ont une organisation unicellulaire (cytoplasmique) eucaryote ce qui n'implique pas que ce soit des organismes simples. Souvent, ils sont plus complexes que n'importe quelle cellule des organismes supérieurs. Chez certains protozoaires les individus se regroupent pour former des colonies, associations dans lesquelles ils demeurent indépendants les uns des autres pour la plupart des fonctions. Les colonies de protozoaires, toutefois, peuvent être très complexes avec des individus qui se spécialisent et faire la distinction entre une colonie et un organisme multicellulaire devient alors difficile.

## Maintenance de l'homéostasie

Des organites similaires à ceux d'autres cellules eucaryotes réalisent des fonctions spécifiques chez les protozoaires (Figure 8.2 ; *voir aussi Figure 2.2*). D'autres organites, toutefois, sont des spécialisations en relation avec les modes de vie unicellulaires.

Un agencement régulier des microtubules, appelé la **pellicule**, tapisse la membrane plasmique de beaucoup de protozoaires. La pellicule est suffisamment rigide pour maintenir la forme générale du protozoaire mais est également flexible.

Le cytoplasme du protozoaire est différencié en deux régions. La portion externe disposée sous la pellicule est l'**ectoplasme** (Gr. *ectos*, extérieur + *plasma*, former). Elle est claire et ferme. Le cytoplasme interne ou **endoplasme** (Gr. *within*, à l'intérieur) est généralement granuleux et plus fluide. La conversion d'un état à un autre du cytoplasme est importante dans un type de locomotion et est discutée plus loin dans le chapitre.

La plupart des protozoaires marins ont une concentration de solutés équivalente à celle de leur environnement. Les protozoaires d'eau douce, au contraire, doivent réguler les quantités d'eau et de solutés de leur cytoplasme. L'eau entre par osmose en raison des concentrations cytoplasmiques de solutés plus élevées que celles du milieu environnant. Des **vacuoles contractiles** ou **vacuoles d'expulsion de l'eau** rejettent l'eau en excès (Figure 8.2). Chez quelques protozoaires, les vacuoles contractiles résultent de la fusion de vacuoles plus petites. Chez d'autres, ce sont des organites permanents que des tubules collecteurs rayonnant dans le cytoplasme remplissent. La contraction de microfilaments (*voir Figure 2.20*) est impliquée dans la vidange des vacuoles.

La plupart des protozoaires absorbent les nutriments dissous par transport actif ou ingèrent la nourriture entière ou fragmentée par endocytose (*voir Figure 2.14*). Quelques protozoaires ingèrent la nourriture au niveau d'une région spécialisée, comparable à une bouche et appelée **cytopharynx**. La digestion et le transport du matériel ingéré se déroule dans des **vacuoles digestives** qui se forment au cours de l'endocytose. Elles fusionnent avec des lysosomes qui déversent leur contenu enzymatique et circulent au travers du cytoplasme tout en distribuant les produits de la digestion. Une fois la digestion achevée les vacuoles deviennent des **vacuoles d'égestion**. Elles rejettent les déchets par exocytose, parfois au niveau d'une région spécialisée de la membrane ou de la pellicule appelée **cytopyge** (N. d. T. ou cytoprocte).

Parce qu'ils sont petits, les protozoaires ont une grande surface comparée à leur volume (*voir Figure 8.2*). Le rapport surface/volume élevé facilite deux autres fonctions de maintenance : l'échange de gaz et l'excrétion. Les échanges gazeux concernent la prise d'oxygène pour la respiration cellulaire et l'élimination du dioxyde de carbone en tant que sous-produit du catabolisme. L'excrétion est l'élimination des sous-produits azotés du métabolisme protéique. C'est principalement l'ammoniac. Les échanges gazeux et l'excrétion s'effectuent par diffusion au travers de la membrane plasmique.

## Reproduction

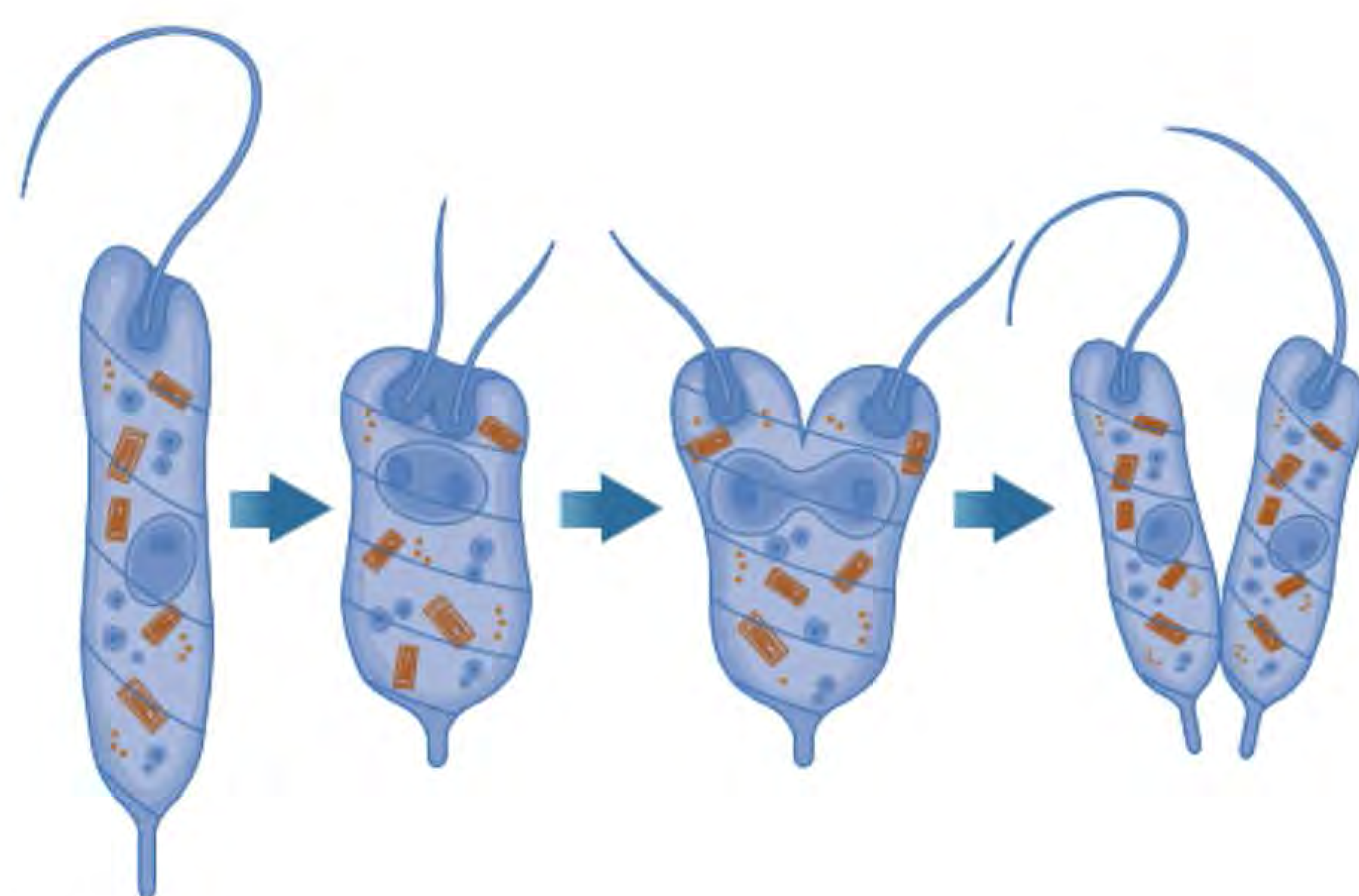
Les protozoaires se reproduisent par voie asexuée et voie sexuée.

La modalité la plus simple et la plus fréquente de reproduction asexuée est la **fission binaire**. Une mitose produit deux noyaux qui sont répartis dans deux individus de même taille après division du cytoplasme. Durant la cytokinèse, des organites se dupliquent et se répartissent de manière à ce que chaque nouveau protozoaire ait le nécessaire pour continuer à vivre. Selon le groupe de protozoaire, la cytokinèse est longitudinale ou transversale (Figures 8.3 et 8.4).




D'autres modalités sont communes. Dans le **bourgeonnement**, la mitose (division du noyau) est suivie par l'incorporation d'un des deux noyaux dans une masse cytoplasmique plus petite que celle de la cellule parentale. La **fission multiple** ou **schizogonie** (Gr. *schizein*, fendre) produit un nombre élevé de cellules filles par division d'un seul protozoaire. La schizogonie débute par une division mitotique multiple des noyaux dans l'individu mature. La cytokinèse intervient ensuite pour séparer les noyaux, les répartir dans les nouvelles cellules formées.

La reproduction sexuée implique la production de gamètes puis leur fusion pour former des zygotes. Chez la plupart des protozoaires,



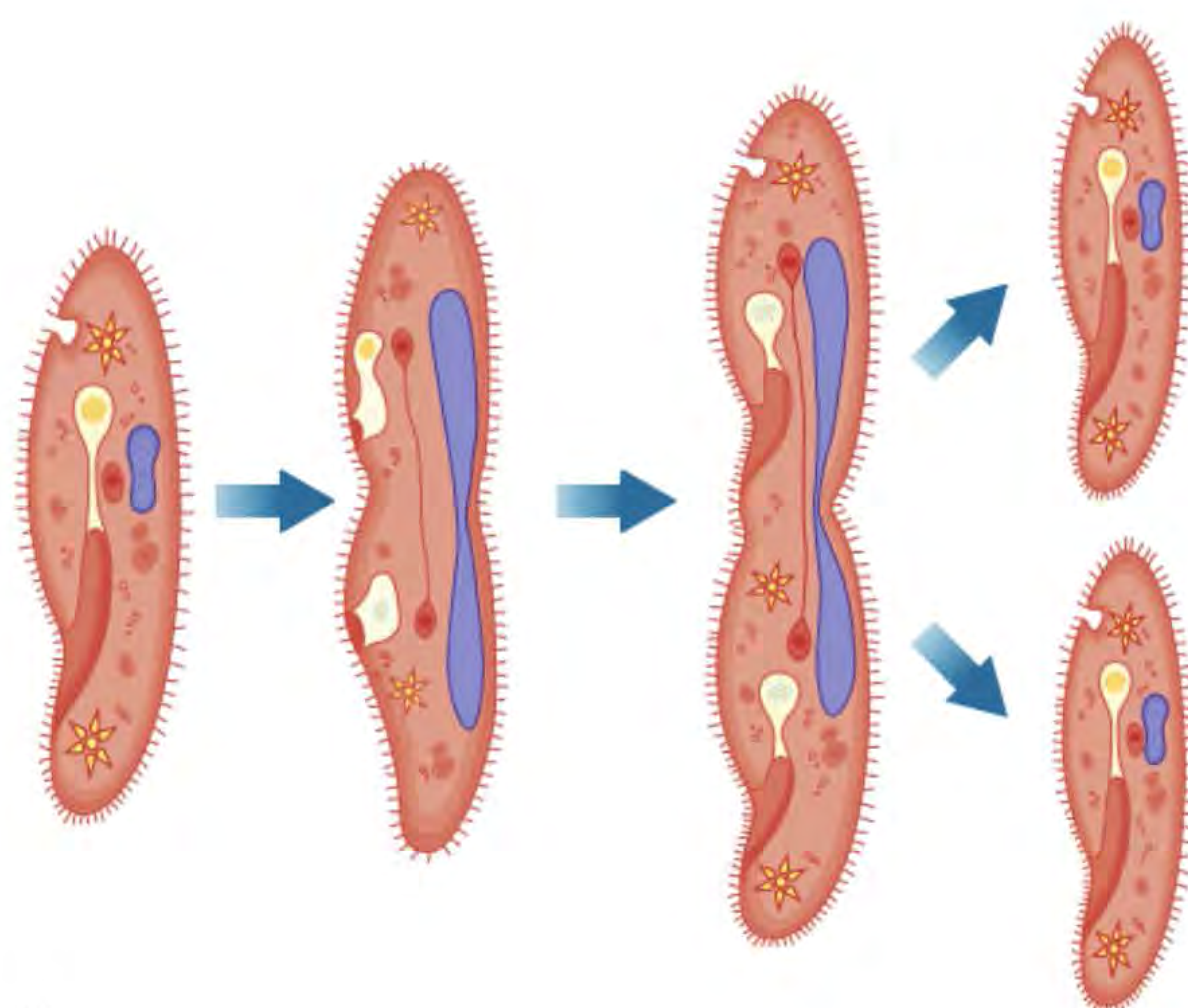




**FIGURE 8.3**

**Reproduction asexuée des protozoaires.** La fission binaire débute avec la mitose. La division cytoplasmique (cytocinèse) répartit les organites dans les deux cellules et produit deux cellules de taille similaire. La fission binaire est (*a*) longitudinale chez certains protozoaires (comme les euglénoïdes) et (*b*) transversale chez d'autres (comme les ciliés).

l'individu sexuellement mature est haploïde. Les gamètes sont produits par mitose et la méiose intervient après l'union des gamètes. Les protozoaires ciliés font exception. Les modalités de leur reproduction sexuée sont décrites plus loin.

### Synthèse de la section 8.2

Les protozoaires sont des chimiohétérotrophes unicellulaires. Ils se déplacent grâce à des flagelles, des pseudopodes ou des cils. La plupart sont des formes libres mais certains sont parasites et pathogènes de l'homme et des animaux. Beaucoup ont des cycles de vie complexes. L'homéostasie des protozoaires est assurée par des structures spécialisées. Une région analogue à une ***bouche*** porte le nom de cytopharynx ; la digestion se déroule dans des vacuoles digestives ; les déchets sont éliminés par des vacuoles d'égestion ou un cytopyge. Les protozoaires peuvent se reproduire par fission binaire, bourgeonnement, fission multiple ou schizogonie et par voie sexuée.

***Quelle est la relation entre l'environnement et la reproduction des protozoaires ?***

## 8.3 Modes de vie symbiotiques

### Compétence à acquérir

1. Comparer les différents types de symbiose qui peuvent exister chez les protozoaires.

Beaucoup de protozoaires ont des modes de vie symbiotiques. La **symbiose** (Gr. *syn*, avec + *bios*, vie) est une association intime entre deux organismes. Pour beaucoup de protozoaires, ces interactions sont une forme de symbiose appelée **parasitisme**, dans laquelle un organisme vit dans ou sur un organisme **hôte**. L'hôte est lésé mais généralement survit, au moins suffisamment longtemps pour que le parasite puisse compléter un ou plusieurs cycles de vie (N. d. T. : concevoir le parasitisme comme une forme de symbiose est abusif, erroné. Le traducteur renvoie le lecteur aux remarques qu'il a déjà été amené à faire page 94).

Les relations entre le parasite et son hôte sont souvent complexes. Les cycles de vie de certains parasites comprennent plusieurs hôtes. L'**hôte définitif** abrite les stades sexués du parasite. Ces stades produisent des descendants qui colonisent un autre

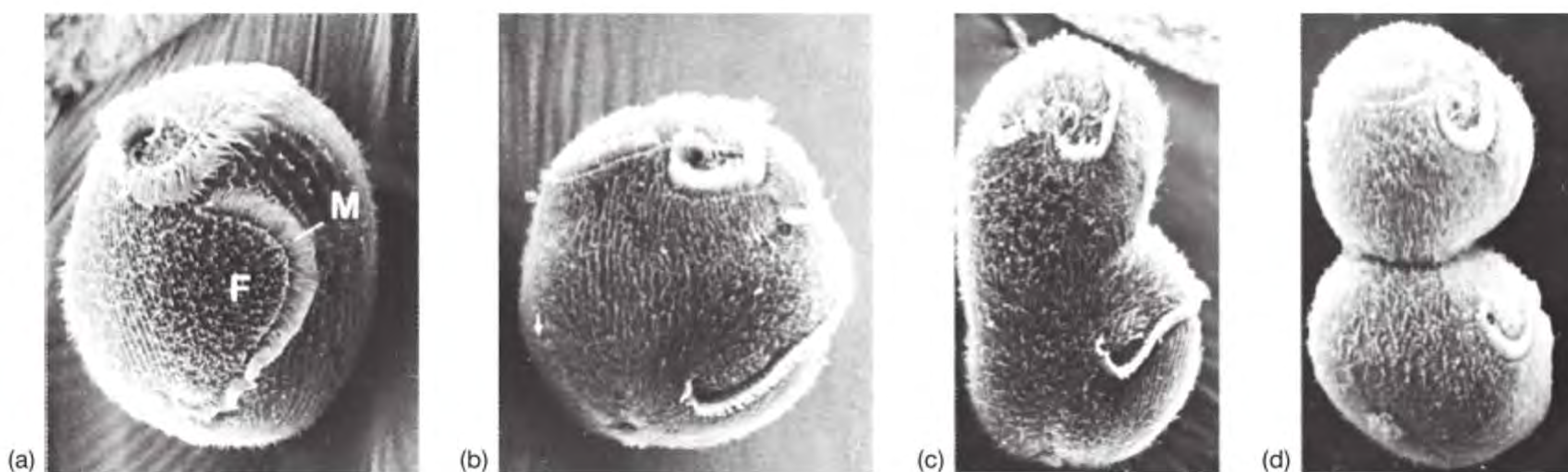



**FIGURE 8.4**

**Fission binaire du cilié *Stentor coeruleus*.** (*a*, *b*) La fission entraîne la division de certaines structures de surface – dans le cas présent, les cils modifiés et agglutinés en une structure en bande ou membranelle (M). F désigne le champ frontal. La flèche en (*b*) montre le début du sillon de fission. (*c*, *d*) La fission est achevée avec la division du cytoplasme. (MEB × 250.)

hôte dit **hôte intermédiaire** dans lequel ils se reproduisent de façon asexuée. Certains cycles comprennent plus d'un hôte intermédiaire et plusieurs stades immatures. Pour que le cycle soit bouclé, le stade asexué final doit atteindre l'hôte définitif.

Dans d'autres formes de symbiose la relation n'est pas néfaste pour l'hôte. Le **commensalisme** est une relation bénéfique pour l'un des deux membres et neutre pour l'autre. Le **mutualisme** est une association bénéfique pour les deux (N. d. T. : voir remarques faites par le traducteur page 94).

### Synthèse de la section 8.3

Dans le parasitisme, un organisme vit dans ou sur un autre organisme connu comme son hôte. Les hôtes définitifs abritent les stades sexués du protozoaire et les hôtes intermédiaires ceux qui se reproduisent selon le mode asexué. Commensalisme et mutualisme sont deux autres types d'associations. La première est bénéfique pour l'un des deux membres, neutre pour l'autre. La seconde est bénéfique pour les deux.

***Quel est le mode de vie symbiotique le plus fréquent entre les protozoaires et les êtres humains ou les animaux ?***

## 8.4 Protistes et taxonomie des protozoaires

### Compétences à acquérir

1. Différencier les *Fornicata* des *Amaeboz oa*.
2. Identifier les différents stades du cycle de vie de *Plasmodium*.

Depuis que Antony van Leeuwenhoek a décrit le premier protozoaire en 1674, la taxonomie de ces protistes a fait l'objet de changements continuels. Pendant de nombreuses années ils ont été subdivisés en quatre groupes principaux en fonction de leur mode de locomotion : les flagellés (*Mastigophora*), les ciliés (*Ciliophora ou Infusoires*), les amibes (*Sarcodina*) et les formes stationnaires (*Sporozoaires*). Bien que quelques zoologistes et protozoologistes utilisent encore ces termes, ces divisions ne rendent pas compte des relations évolutives et devraient être évitées. Si on a été d'accord pour abandonner ce vieux système de classification, on n'a pas su, pendant de nombreuses années, par quoi exactement le remplacer. Les analyses récentes, à la fois morphologiques, biochimiques et phylogénétiques, ont conduit à établir un autre système de classification pour les protistes dans lesquels sont inclus les protozoaires. C'est ce système, proposé en 2005 par la Société Internationale des Protistologistes, qui est adopté dans ce chapitre. Il faut noter que les niveaux hiérarchiques sur lesquels est basé ce système (Tableau 8.1) ne sont pas la classe et l'ordre de façon à insister sur le fait que la taxonomie des protistes et des protozoaires n'est pas définitive et fait encore l'objet de recherches.

## Le super-groupe *Excavata*

Il renferme quelques-uns des eucaryotes les plus anciens. La plupart d'entre eux possèdent un cytostome constitué d'un sillon nutritif (sillon « creusé » d'où le nom du groupe) et d'un flagelle dont le battement génère un courant nutritif. Ceci permet la capture de petites particules nutritives. Ceux qui en sont dépourvus sont supposés l'avoir perdu au cours de l'évolution.

### *Fornicata*

Les membres de ce sous-groupe ont des flagelles, un sillon nutritif et sont uninucléés. Leurs mitochondries sont modifiées et portent le nom de **mitosomes**. Ces organites n'ont pas de chaînes de transporteurs d'électrons et par conséquent ne peuvent utiliser l'oxygène

**TABLEAU 8.1**
**Classification des protistes-animaux (Protozoaires)[a]**

| Super-groupe | Caractères sous-jacents | Premier rang[b] | Exemples |
|---|---|---|---|
| *Excavata* | Sillon nutritif filtrant la matière en suspension (cytostome) présent ou présumé perdu ; courant d'eau généré par un flagelle | *Fornicata*<br>*Parabasilia*<br>*Euglenozoa* | *Giardia*<br>*Trichomonas, Histomonas*<br>*Euglena, Leishmania, Trypanosoma* |
| *Amoebozoa* | Mobilité amoeboïde avec lobopodes ; nus ou testés ; mitochondries avec crêtes tubulaires ; uni ou multinucléés ; cystes communs | *Tubulinea*<br>*Acanthameobidae*<br>*Entameobidae* | *Amoeba*<br>*Acanthamoeba, Naeglaria*<br>*Entameoba* |
| *Rhizaria* | Possèdent de fins pseudopodes (filopodes) | *Foraminifera*<br>*Radiolaria* | *Globigerina, Difflugia*<br>*Acanthometra* |
| *Chromalveolata* | Plastide issu d'une endosymbiose secondaire avec un archaeplastide ; plastide perdu chez certains, requis chez d'autres | *Cryptophyceae*<br>*Haptophyta*<br>*Straménopiles**<br>*Alveolata* | *Cryptomonas**,<br>*Coccolithes**<br>*Diatomées**<br>*Apicomplexa (Plasmodium, Toxoplasma, Eimeria, Crypto-sporidies)**<br>*Ciliophora (Paramecium)*<br>*Dinoflagellata (Ceratium, Gymnodinium)* |

[a] Adapté de Parfrey, L. W. et al (2010). Broadly sampled multigene analysis yield a well-resolved eucaryotic tree of life. *Syst. Biol* 59 (5) ; 518-533.
[b] Dans cette classification les termes *Premier rang* font simplement référence à un sous-groupe du super-groupe.
* (N. d. T. Modifications apportées au tableau par le traducteur).

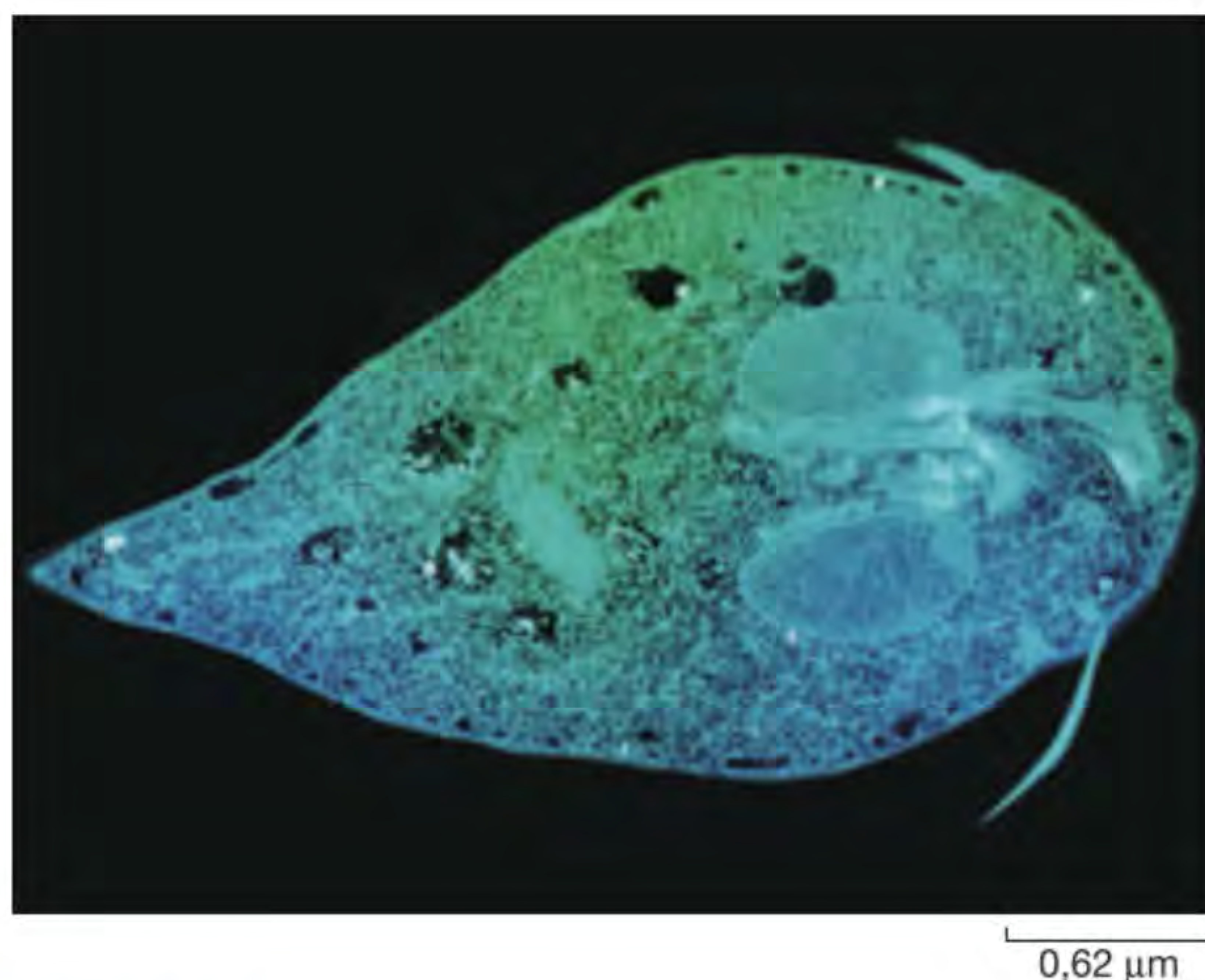



**FIGURE 8.5**

**Le protozoaire *Giardia intestinalis*.** Ce protozoaire est responsable de la giardiose, maladie d'origine hydrique des animaux et des êtres humains.

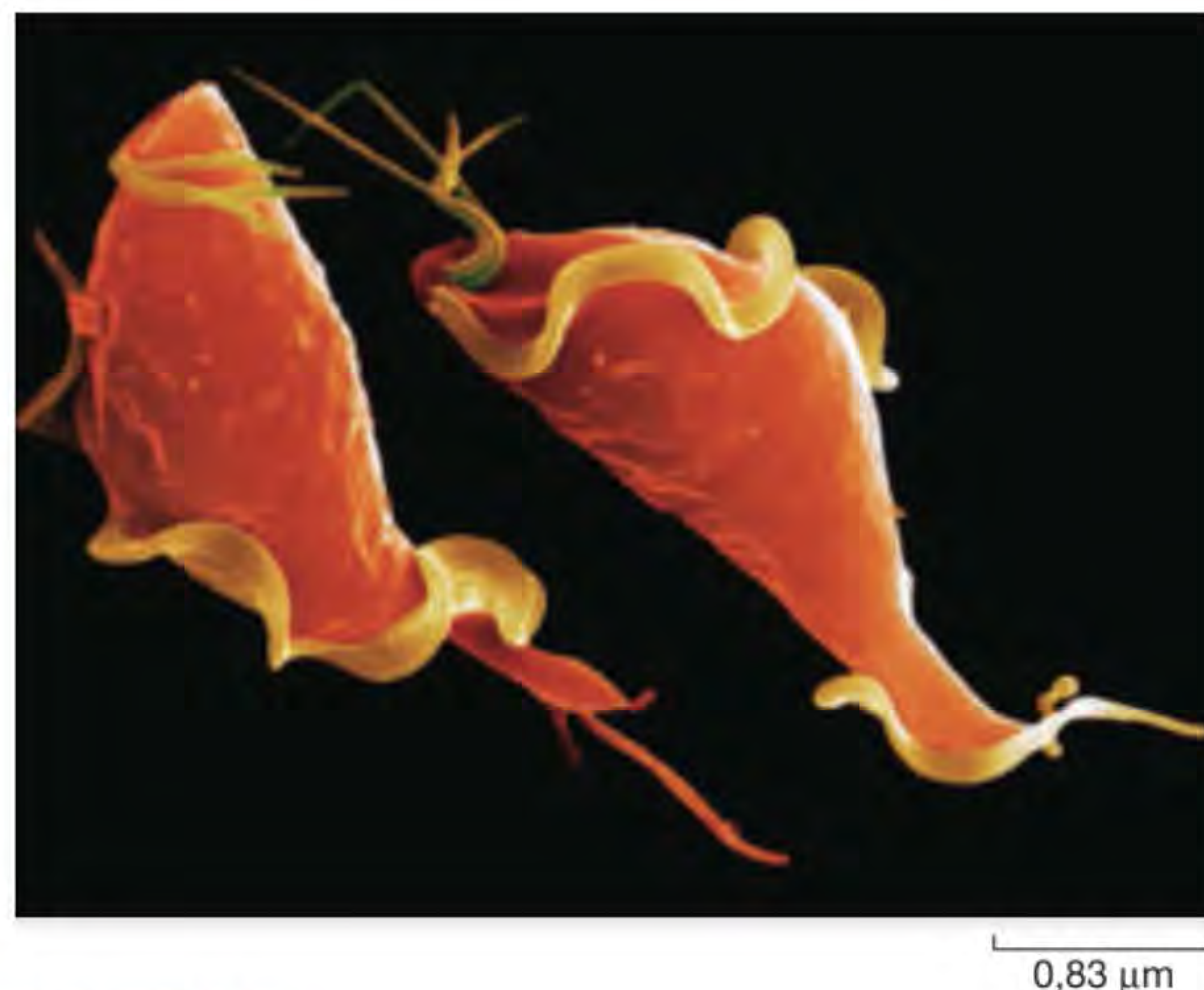



**FIGURE 8.6**

**Le protozoaire *Trichomonas vaginalis*.** Ce parasite cause la trichomonose, maladie sexuellement transmissible des humains.

pour extraire l'énergie des carbohydrates. Les *fornicata* tirent l'énergie dont ils ont besoin de voies anaérobies comme la glycolyse. Ils se déplacent grâce à leurs flagelles. Ils décrivent des mouvements hélicoïdaux et tractent ou poussent le protozoaire dans son milieu aquatique. Ces protozoaires possèdent une pellicule qui donne au corps une forme définitive reproduite à l'issue de la fission binaire. Le membre le plus important de ce groupe est *Giardia intestinalis*, responsable de la **giardiose** (Figure 8.5). La giardiose est une maladie d'origine hydrique. Aux États-Unis, ce protiste est la cause majeure des épidémies de diarrhée qui affectent préférentiellement les enfants.

## *Parabasalia*

Ils sont flagellés (en fait, ils portent des milliers de flagelles) et sont des endosymbiontes des animaux. Ils sont pourvus d'un corps parabasal (un corps de Golgi localisé au voisinage du kinétosome) et de fibres parabasales striées qui connectent le Golgi aux flagelles. Ils n'ont pas de cytostome individualisé et capturent la nourriture par phagocytose. À la place des mitochondries les parabasalides ont des hydrogénosomes qui génèrent de l'énergie par voie anaérobie et libèrent de l'hydrogène comme sous-produit. *Trichomonas vaginalis* (Figure 8.6) est le membre de ce groupe qui cause, chez l'homme, la **trichomonose**, infection transmise sexuellement. Près de 7 millions de personnes sont atteintes annuellement aux États-Unis.

## *Euglenozoa*

Les membres de ce sous-groupe sont soit (*a*) des protozoaires phytoflagellés (photosynthétiques) qui possèdent de la chlorophylle et ont probablement acquis leurs chloroplastes par endosymbiose, soit (*b*) des protozoaires zooflagellés (mangeurs de particules et parasites). Ils ont un ou deux flagelles inséré(s) dans une poche apicale, deux kinétosomes et leurs mitochondries ont des crêtes discoïdales. Le trait morphologique principal qui permet de distinguer les euglenozoaires des autres protozoaires est la présence d'une tige spirale ou cristalline à l'intérieur de leurs flagelles et de fonction inconnue.

***Les protozoaires phytoflagellés*** Ils ont un ou deux flagelles et sont à la base des réseaux alimentaires marins. Ils produisent par photosynthèse la plus grande partie de l'oxygène utilisée dans les habitats aquatiques.

*Euglena* est un protozoaire phytoflagellé d'eau douce (Figure 8.7). Chaque chloroplaste a un **pyrénoïde** qui synthétise et stocke les polysaccharides. S'ils sont cultivés à l'obscurité, les euglénoïdes se nourrissent par absorption et perdent leur couleur verte. Certains d'entre eux (*Peranema* par exemple) n'ont pas de chloroplaste et sont hétérotrophes.

*Euglena* se dirige vers la lumière d'une certaine intensité. Un bouclier pigmentaire (**stigma**) recouvre un photorécepteur à la base du flagelle. Il permet à la lumière de frapper le photorécepteur dans une seule direction, vers laquelle l'euglène s'oriente puis se dirige vers la source.

Les euglénoides sont haploïdes et se reproduisent par fission binaire longitudinale (voir Figure 8.3*a*). La reproduction sexuée est inconnue chez ces espèces.

***Les protozoaires zooflagellés*** Leurs membres sont dépourvus de chloroplastes et sont hétérotrophes. Ils ont aussi une seule et grande mitochondrie qui contient une masse organisée d'ADN connue sous le nom de **kinétoplaste**. Plusieurs membres de ce sous-groupe sont des parasites de l'homme.

L'une des espèces les plus importantes est *Trypanosoma brucei*. Elle comprend en fait trois sous-espèces souvent désignées comme

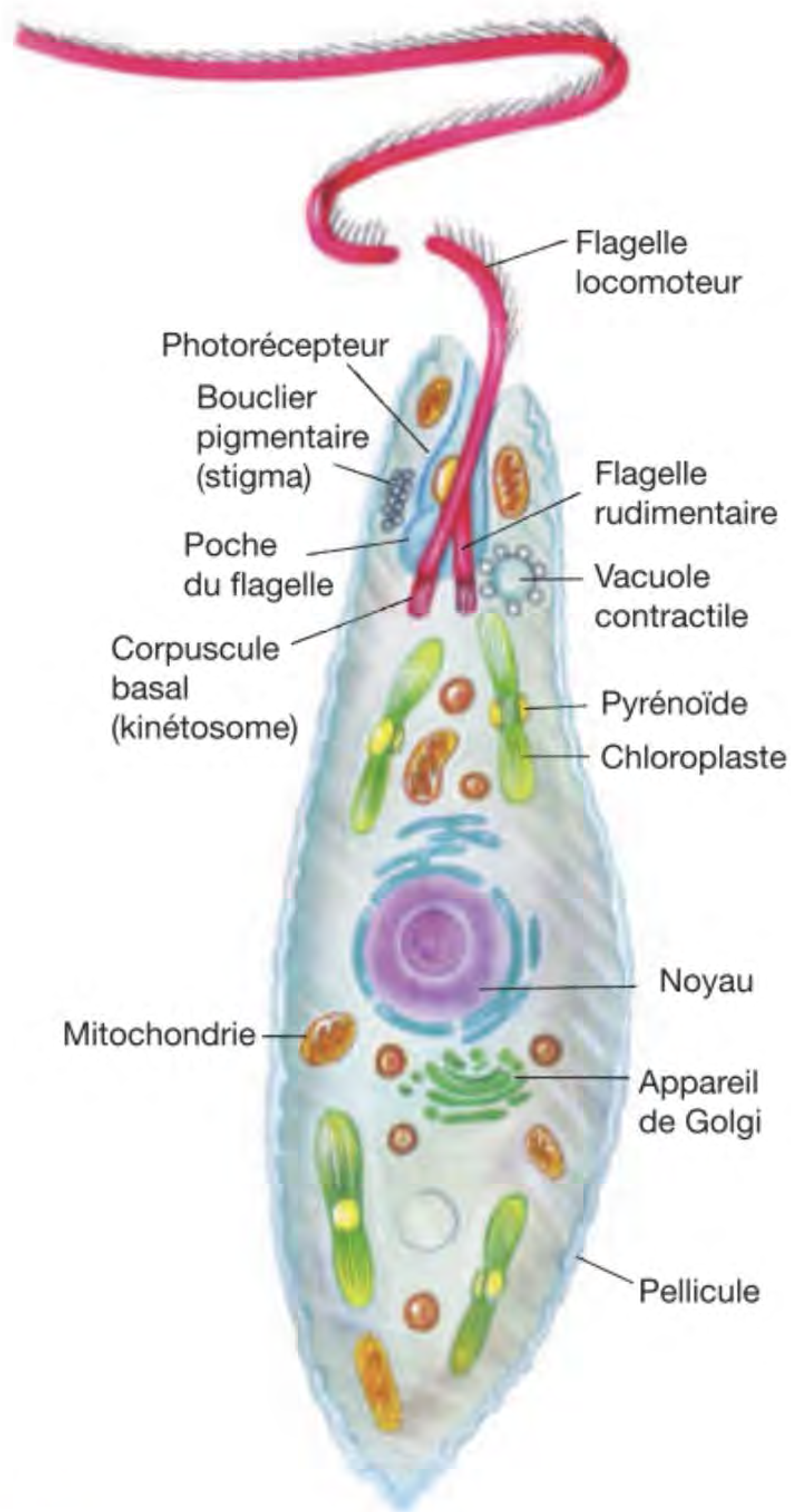



**FIGURE 8.7**

**La structure de *Euglena*.** Noter les chloroplastes de grande taille et bien organisés. Le photorécepteur permet à l'organisme de se diriger vers la lumière. Cet organisme a environ 50 microns de long.

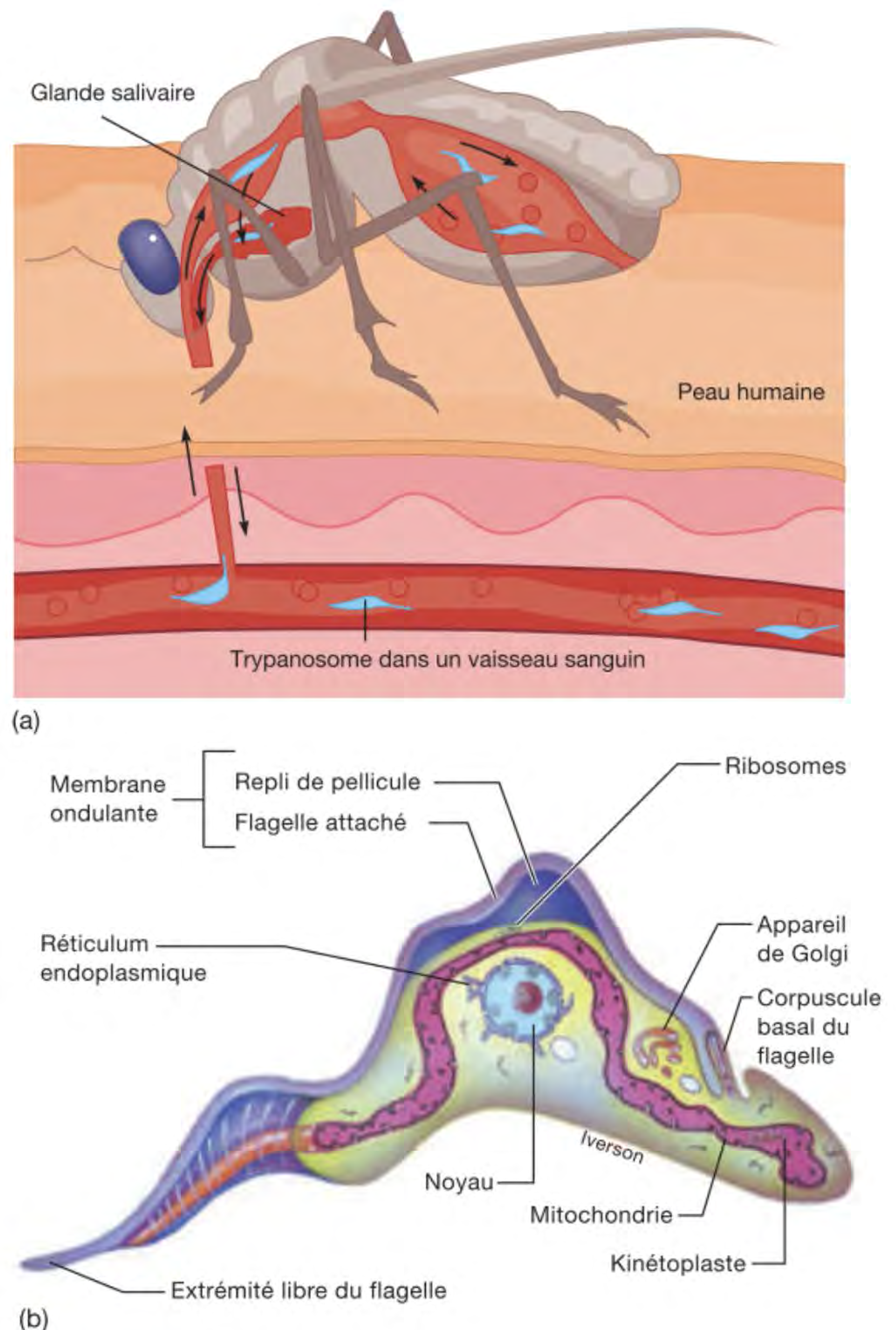



**FIGURE 8.8**

**Le cycle de vie de *Trypanosoma brucei*.** (*a*) Quand une mouche tsé-tsé pique un hôte vertébré les trypanosomes sont inoculés dans la circulation de l'hôte (première flèche à droite) avec la salive de la mouche. Les trypanosomes se multiplient par fission binaire dans le sang et dans la lymphe. Quand une autre mouche tsé-tsé pique ce vertébré, les trypanosomes sont transférés dans le tube digestif de la mouche ( deuxième flèche à gauche) où ils se divisent par fission. Ils migrent ensuite dans les glandes salivaires , prêts à infecter un nouvel hôte. (*b*) Structure du flagellé *Trypanosoma rhodosiense*. Il mesure 25 microns de long.

le complexe *Trypanosoma brucei* : *T. b. brucei*, *T. b. gambiense* et *T. b. rhodesiense*. La première est parasite des mammifères d'Afrique mais pas de l'homme Les deux autres sont responsables de la maladie du sommeil chez l'homme. Les mouches Tsé-Tsé (*Glossina*) sont les hôtes intermédiaires et vecteurs des trois sous-espèces. Quand une mouche Tsé-Tsé pique un homme ou un autre mammifère infecté elle prend les parasites avec son repas de sang. Les trypanosomes se multiplient asexuellement dans le tube digestif pendant environ dix jours puis migrent dans les glandes salivaires. Dans la mouche, les trypanosomes se transforment en 10 à 35 jours et passent par de nombreuses formes morphologiques. Quand la mouche infectée pique un autre hôte vertébré, les parasites sont injectés avec les sécrétions salivaires dans le sang de l'hôte définitif. Ils se multiplient par voie asexuée et se transforment à nouveau au travers d'un certain nombre de formes morphologiques. Les parasites peuvent vivre dans le sang, la lymphe, la rate, le système nerveux central et le liquide cérébrospinal (Figure 8.8).

Quand ils sont localisés dans le système nerveux central, ils entraînent chez l'homme une apathie générale, l'aliénation mentale et un manque de coordination. La « somnolence » se développe et les personnes atteintes s'endorment le jour pendant les périodes d'activité. La mort intervient comme conséquence de l'atteinte du système nerveux, mais aussi de problèmes cardiaques, de la malnutrition et d'autres conditions d'affaiblissement. Détectée précocement, la maladie du sommeil est curable. Dans le cas où l'infection est avancée et que le système nerveux est atteint, la récupération est improbable.

## Le super-groupe des *Amaebozoa*

Les membres de ce super-groupe sont les amibes. Elles capturent la nourriture et se déplacent en formant des extensions transitoires

appelées **pseudopodes** (Gr. *pseudes*, faux + *podion*, petit pied). Les pseudopodes se présentent sous différentes formes. Les **lobopodes** (Gr. *lobos*, lobe) sont de larges processus cellulaires qui renferment ectoplasme et endoplasme et sont utilisés pour la locomotion et la capture de la nourriture (Figure 8.9*a*). Les **filopodes** (L. *filum*, fil) ne renferment que de l'ectoplasme et créent un courant permanent à deux voies qui achemine la nourriture à la manière d'un tapis roulant (Figure 8.9*b*). Les **réticulopodes** (L. *reticulatus*, en réseau) sont similaires aux filopodes, à la différence près qu'ils sont jointifs et forment un réseau d'extensions cellulaires (Figure 8.9*c*). Les **axopodes** (L. *axis*, axe) sont fins, filamenteux et supportés par un axe central de microtubules. Le cytoplasme qui forme une gaine autour de l'axe central est adhésif et se déplace. Les particules nutritives fixées sur l'axopode sont amenées au cytoplasme central de l'amibe (Figure 8.9*d*).




Certaines amibes sont dépourvues de test, de paroi cellulaire ou d'autres structures de support. Elles sont nues et se rencontrent sur les substrats peu profonds des mares d'eau douce, des lacs ou des cours d'eau peu rapides où elles se nourrissent d'autres protistes et de bactéries. Elles ingèrent la nourriture par phagocytose, un processus sous-tendu par les mêmes changements que ceux qui ont été décrits pour la locomotion amoeboïde (*voir Figure 2.14*). La nourriture est incorporée dans des vacuoles digestives. La fission binaire est déclenchée quand l'amibe atteint une taille limite. La reproduction sexuée est inconnue.

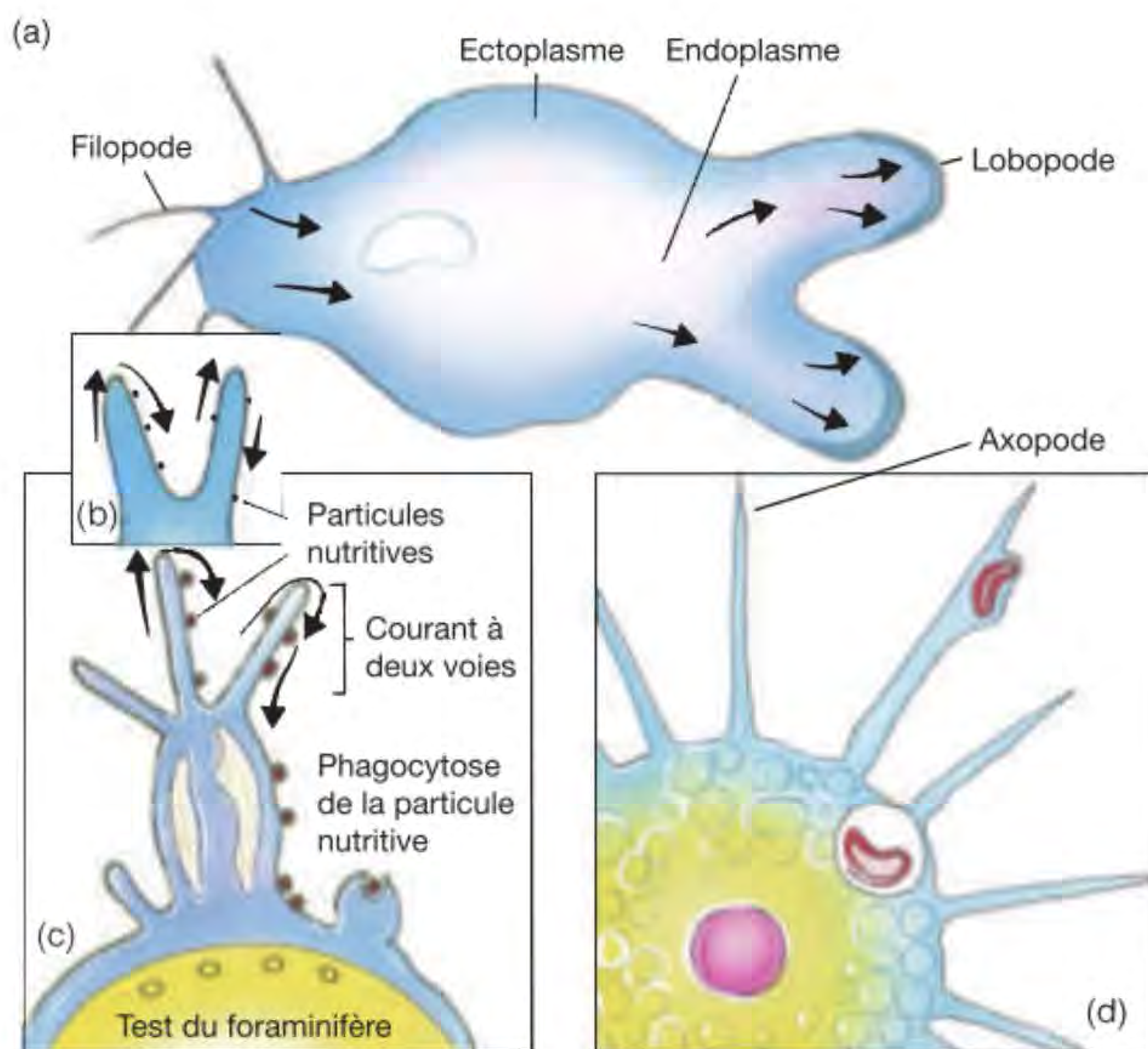



**FIGURE 8.9**

**Variations dans les pseudopodes.** (*a*) Les lobopodes de *Amoeba* contiennent à la fois de l'ectoplasme et de l'endoplasme et sont utilisés pour le déplacement et pour la capture de la nourriture. (*b*) Les filopodes des amibes à test ne renferment que de l'ectoplasme et créent un courant à deux voies qui convoie la nourriture à la manière d'un tapis roulant. (*c*) Les réticulopodes sont comparables aux filopodes à l'exception près qu'ils sont ramifiés et se rejoignent pour former un réseau d'extensions cellulaires. On les observe chez les protozoaires du genre *Globigerina*. (*d*) Les axopodes à la surface d'un héliozoaire comme *Actinosphaerium* apportent la nourriture au cytoplasme central.

Le corps d'autres amibes est protégé par un **test** (une coquille). Il peut être de nature calcaire (fait de carbonate de calcium), protéique (fait de protéine), siliceuse (fait de silice $SiO_2$) ou chitineuse (fait de chitine, un polysaccharide). Certains tests sont composés de sable ou d'autre débris cimentés par une matrice sécrétée. Généralement une ou plusieurs ouvertures du test sont ménagées pour permettre la sortie des pseudopodes. *Arcella* est une amibe à coquille très commune dans les eaux douces. Son test, de couleur brune, est de nature protéique, aplati d'un côté, bombé de l'autre. Les pseudopodes sortent au niveau de l'unique ouverture présente sur le côté aplati. *Difflugia* est une autre amibe à test commune dans les eaux douces (Figure 8.10). Le test, qui a la forme d'un vase renversé, est constitué de particules minérales incluses dans une matrice sécrétée.

## *Tubulinea*

Ils colonisent pratiquement tous les milieux humides. Les formes libres se trouvent dans les conduits d'aération où ils se nourrissent de microbes. D'autres sont des endosymbiontes, des commensaux ou des parasites d'invertébrés, de poissons et de mammifères. *Amaeba proteus*, le protozoaire très populaire, exploité dans les laboratoires, fait partie de groupe (Figure 8.11).

## *Acanthamoebida*

*Naegleria fowleri* et *Acanthamoeba spp* sont deux représentants importants de ce groupe. Ce sont des organismes aérobies qui vivent dans les sols, l'eau et dont le cycle comprend un stade flagellé et une forme amoeboïde. Ce sont des parasites facultatifs de l'homme. *Acanthamoebida* provoque une inflammation du tissu cérébral connue sous le nom de méningoencéphalite et *Naegleria* infecte la cornée de l'œil causant inflammation et opacité.

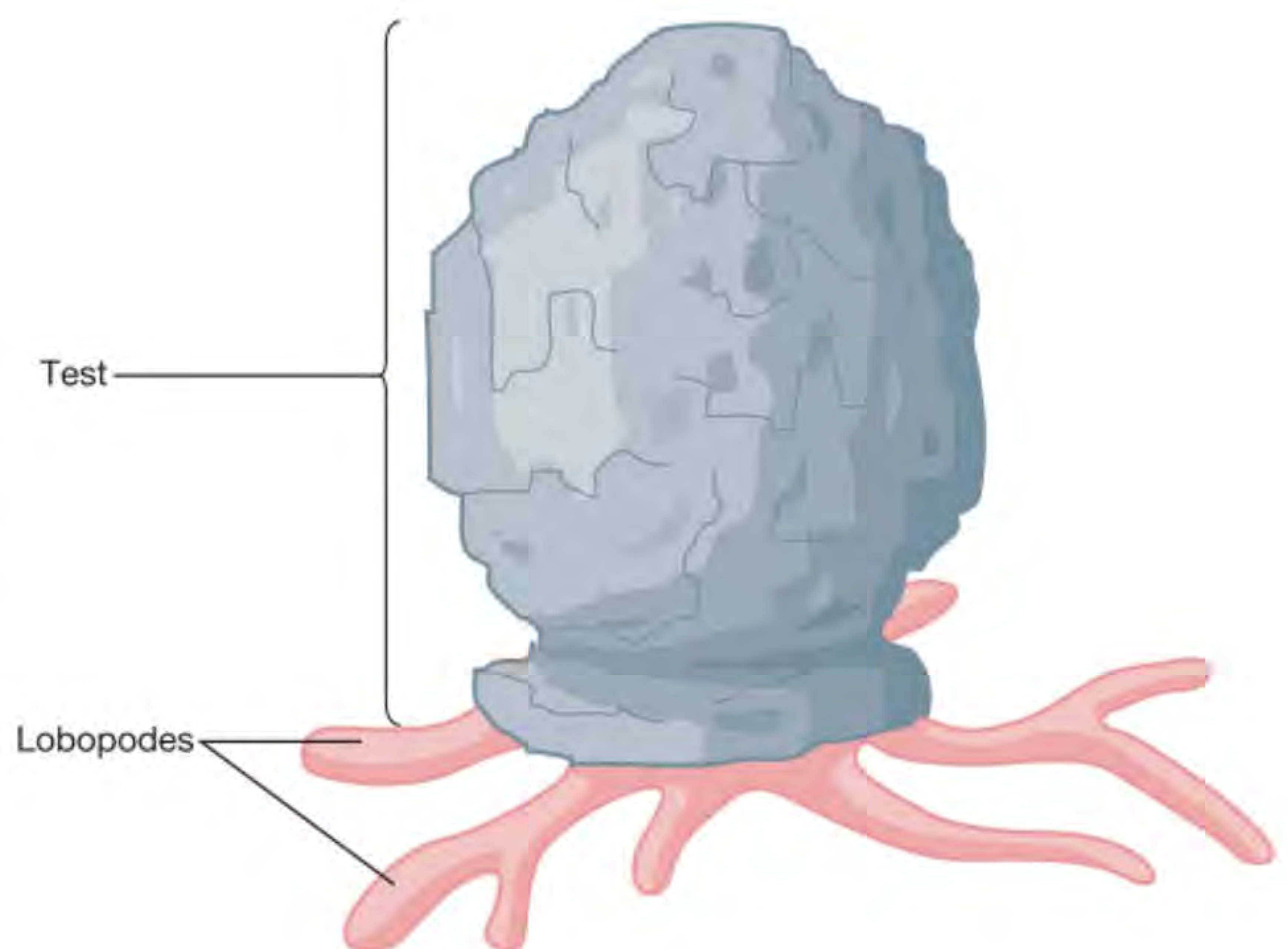


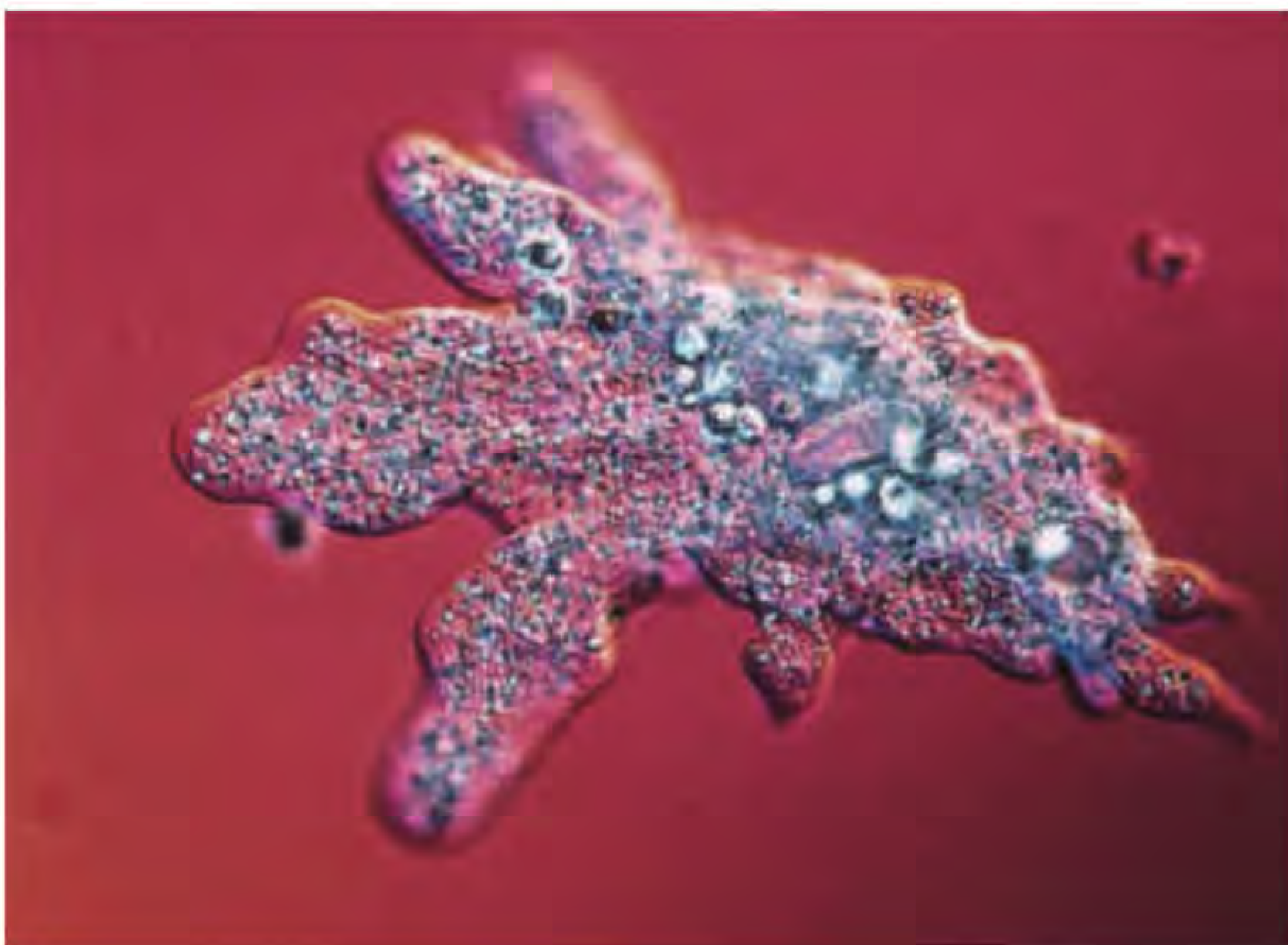

**FIGURE 8.10**

**Un autre Amoebozoaire.** *Difflugia oblongata*, une amibe à test, commune dans les eaux douces. Le test est fait de particules minérales cimentées.

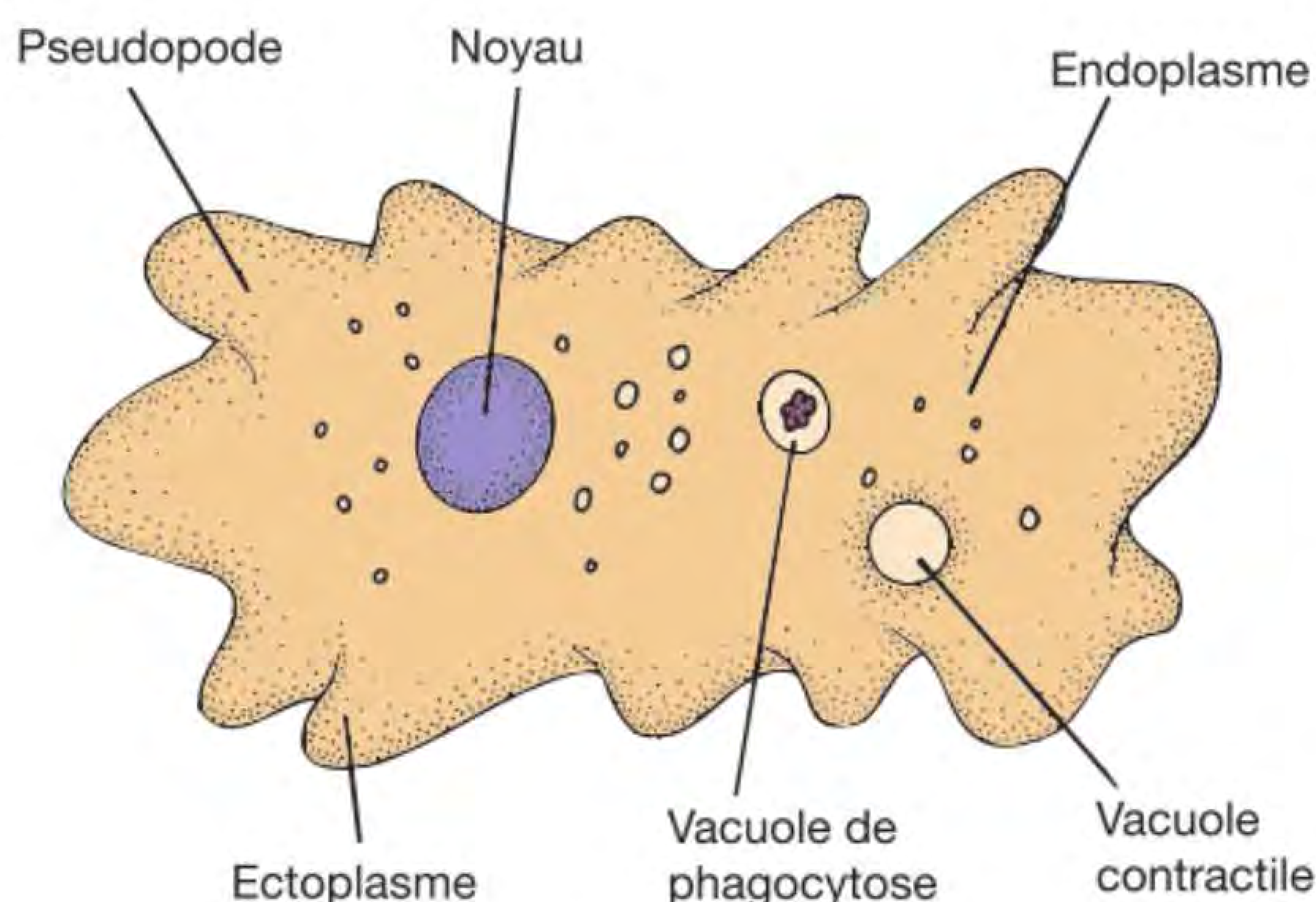


## Comment savons-nous que les protozoaires amoeboïdes sont probablement apparus très tôt dans l'histoire évolutive des eucaryotes ?

Les caractères structuraux utilisés pour suggérer des relations évolutives anciennes sont, la présence permanente de cytostomes et l'existence de stades flagellés et de stades amoeboïdes dans certaines parties du cycle de vie. Au moins un parasite important, *Entamoeba histolytica*, n'a pas de mitochondries et, s'appuyant sur le résultat d'analyses de son ARN, certains protozoologistes pensent qu'il a divergé du lignage eucaryote avant l'acquisition de mitochondries et la diversification qui en est résultée.



(a)




(b)

**FIGURE 8.11**

**Un Amoebozoaire.** (*a*) *Amoeba proteus* avec ses lobopodes émoussés (MO × 160). (*b*) Anatomie de *Amoeba proteus*.

### *Entamoebida*

Ils n'ont ni flagelle, ni centrioles ni mitochondries. Toutes les formes libres se nourrissent de particules qu'ils capturent avec leurs pseudopodes ; quelques-uns sont pathogènes. *Entamoeba histolytica*, par exemple, cause une forme de dysenterie chez l'homme. Inflammation et ulcération du gros intestin, diarrhée affaiblissante qui inclut sang et mucus sont les symptômes de cette dysenterie. La dysenterie est un problème mondial qui empoisonne la vie des gens en les plaçant dans des conditions d'insalubrité.

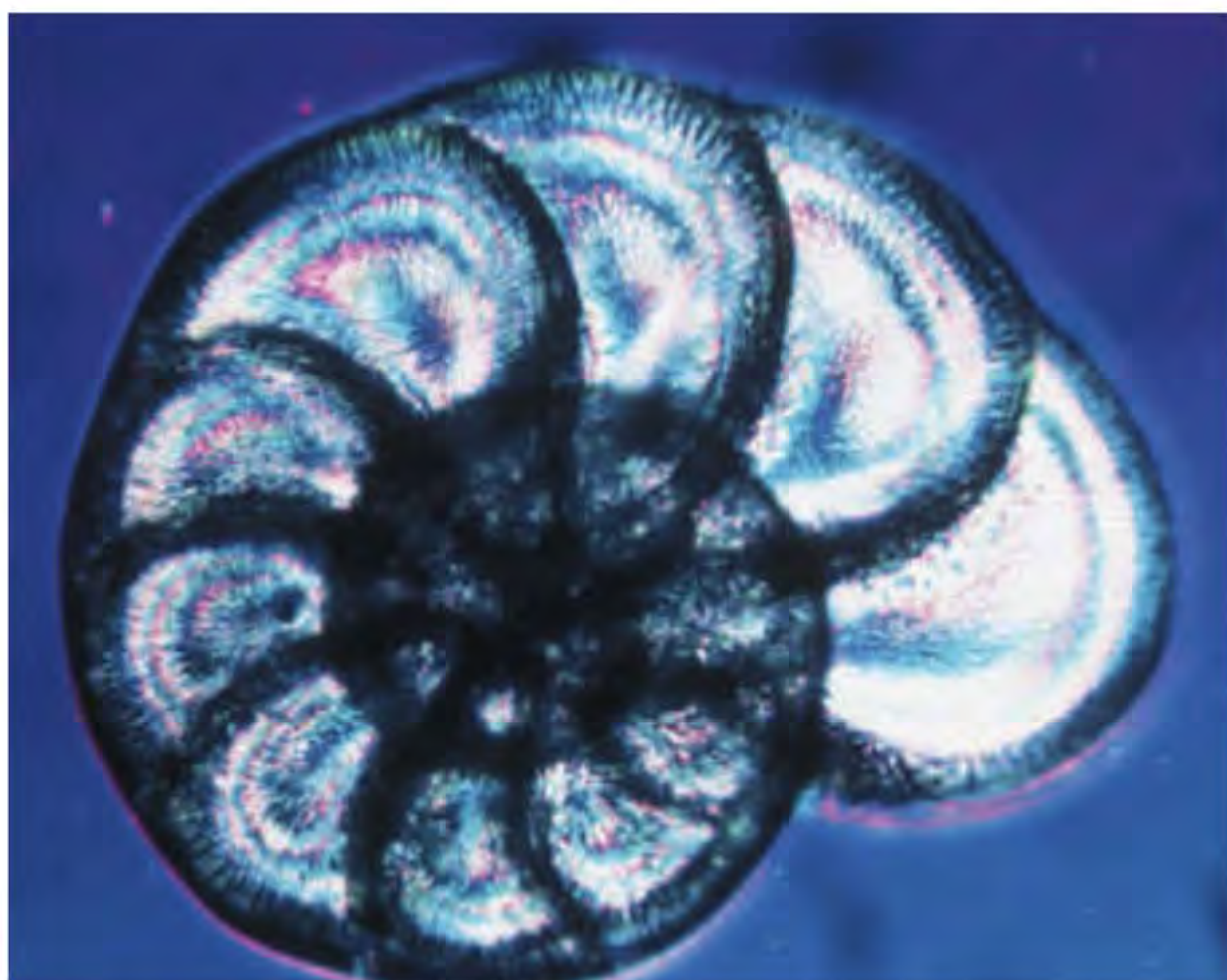
Un problème significatif tient à ce qu'un individu peut être infecté et contagieux sans manifester, pour autant, les symptômes de la maladie. Les amibes vivent dans les replis de la paroi intestinale, se nourrissant d'amidon et de sécrétions muqueuses. Elles passent d'un hôte à un autre sous la forme de kystes transmis après contamination fécale de la nourriture ou de l'eau. Après ingestion par un nouvel hôte, les amibes quittent leurs kystes et prennent résidence dans la paroi intestinale de l'hôte, provoquant de multiples problèmes.

## Super-groupe des *Rhizaria*

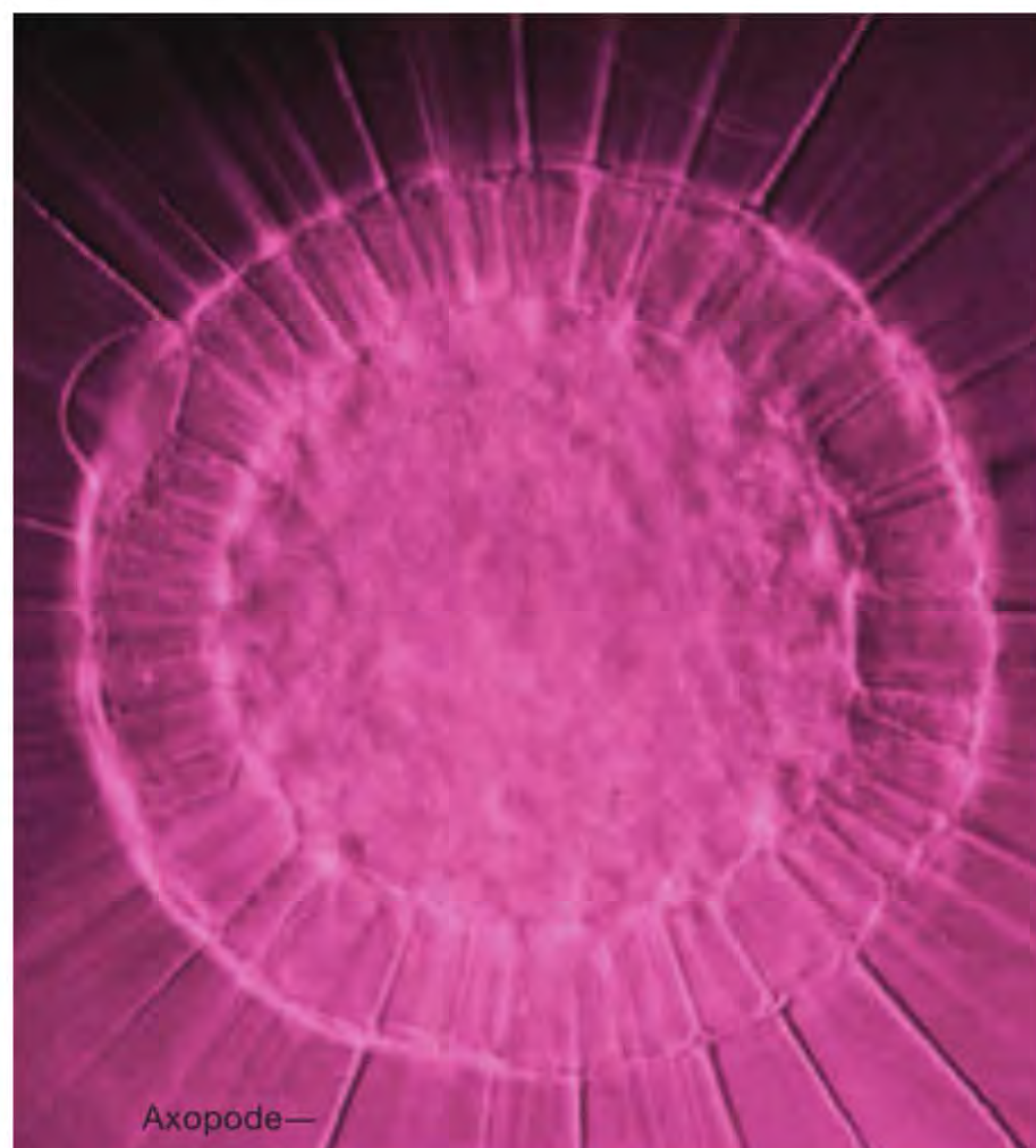
Les membres de ce super-groupe ont une morphologie amoeboïde ; toutefois, les analyses phylogénétiques moléculaires prouvent clairement que les *Amoebozoa et les Rhizaria* ne sont pas monophylétiques. Certains Rhizaria ont de fins pseudopodes (filopodes ; *voir Figure* 8.9*b*), d'autres ont des axopodes (voir plus haut). Les axopodes émergent d'une région centrale du protozoaire appelée axoplaste et sont impliqués initialement dans la prise de la nourriture.

### *Foraminifera*

Ils ont des filopodes avec un cytoplasme granulaire qui forme un réseau complexe de réticulopodes. Les foraminifères (du latin *foramen, petit orifice* et *fera*, porter) (communément appelés forams) sont principalement marins et sécrètent un test essentiellement calcaire. Au cours de leur croissance les foraminifères sécrètent de nouvelles chambres, de grande taille qui restent attachées aux chambres plus anciennes (Figure 8.12). L'accroissement du test se réalise selon une symétrie donnée de telle sorte que les chambres sont soit alignées soit disposées hélicoïdalement ressemblant alors à une coquille d'escargot. Beaucoup de tests sont de taille importante ; par exemple, les « Mermaid's pennies » trouvés en Australie, peuvent avoir plusieurs centimètres de diamètre.



**Test de Foraminifère (*Polystomella*).** Alors qu'il croît, le foraminifère sécrète de nouvelles loges, plus grandes, qui restent attachées aux loges plus anciennes et l'ensemble prend alors la forme d'un petit escargot (MO × 63).




(a)



(b)

**FIGURE 8.12**

**Tests d'Héliozoaire et de Radiolaire.** (*a*) *Actinosphaerium sol* a un corps sphérique couvert d'axopodes longs et fins renfermant de nombreux microtubules engainés par un cytoplasme qui se déplace. Après qu'un axopode ait phagocyté, les vagues du courant cytoplasmique transportent les particules nutritives piégées dans le corps principal du protozoaire (MO × 450). (*b*) Le radiolaire *Spaerostylus* est typiquement sphérique avec un test très sculpté (MO × 480).

Les tests de foraminifères sont abondants dans les séries de fossiles depuis la période cambrienne (il y a 543 millions d'années). Ils représentent un composant important des sédiments marins, et leur accumulation sur le fond des premiers océans a été à l'origine des formations calcaires et des dépôts de craie. Les falaises blanches de Douvres en Angleterre et les grandes pyramides en sont des exemples. Les géologues du pétrole utilisent les foraminifères fossilisés pour identifier les strates géologiques dans les carottages d'exploitation qu'ils extraient.

Les héliozoaires sont des protozoaires aquatiques planctoniques ou qui vivent fixés par un pédoncule sur un substrat. (Le plancton est l'ensemble des organismes qui flottent librement dans l'eau). Les héliozoaires sont soit nus, soit enfermés dans un test percé d'ouvertures pour les axopodes (Figure 8.13*a*).

### *Radiolaria*

Le nom fait référence à leur symétrie radiaire. Tous ont une capsule poreuse que traversent les axopodes. La morphologie peut être simple ou, au contraire, complexe. Les mitochondries ont des crêtes tubulaires. Les radiolaires sont des protozoaires planctoniques marins ou d'eau douce. Ils sont relativement de grande taille ; certaines formes coloniales peuvent atteindre plusieurs centimètres de diamètre. Ils sont pourvus d'un test (généralement siliceux) constitué d'épines ou d'aiguilles ou se présentant comme un réseau très structuré et ornementé (Figure 8.13*b*). Ces tests tombent au fond de l'océan après la mort des radiolaires. Quelques-uns des plus anciens fossiles d'eucaryotes sont des radiolaires.

## Super-groupe des *Chromalveolata*

Ils regroupent des protozoaires très divers. Ils peuvent être autotrophes, mixotrophes ou hétérotrophes. Le lien qui les unifie doit être recherché dans l'origine du plaste qu'ils renferment. Il aurait été acquis par endosymbiose avec un archaeplastida ancestral, mais certains d'entre eux l'auraient secondairement perdu. Ce super-groupe se subdivise en plusieurs sous-groupes mais seul celui des *Alveolata*, qui rassemble les protistes protozoaires, est traité ici.



**Animation**
Endosymbiose

## *Alveolata*

Les *Alveolata* (ou alvéolés) forment un groupe important qui comprend les *Dinoflagellata* (Dinoflagellés), *Apicomplexa* (Apicomplexés) et *Ciliophora* (ciliés). Leur trait commun est la présence de vésicules aplaties, les alvéoles (d'où le nom du groupe) positionnées en une couche continue sous la membrane plasmique. Elles interviennent dans le transport membranaire, comme les corps de Golgi. Les alveolata constitueraient un groupe monophylétique de protozoaires avec des modalités variées de locomotion et de reproduction mais avec des vésicules sous-membranaires caractéristiques.

Les **dinoflagellés** sont des protozoaires flagellés marins (Figure 8.14) qui renferment des pigments variés dont de la chlorophylle. Ils sont pourvus de deux flagelles. L'un enveloppe le protozoaire, localisé dans un sillon transversal ou ceinture. Son rôle principal est de faire tourner le protozoaire autour de son axe. (Le nom de dinoflagellé vient du Grec *dinein*, tournoyer). L'autre flagelle le pousse vers l'avant. En plus de la chlorophylle beaucoup de dinoflagellés contiennent des xanthophylles qui leur confèrent une couleur brun doré. À certains moments, les dinoflagellés deviennent si nombreux qu'ils colorent l'eau. Certains d'entre eux, comme *Gymnodinium*, ont des représentants qui sécrètent des toxines. Des « floraisons » périodiques de ces spécimens, appelées « marées rouges » entraînent la mort des poissons le long des plateformes continentales. Les personnes qui consomment des mollusques ou des poissons contaminés peuvent mourir. La bible rapporte que la première punition que Moïse infligea aux Égyptiens fut une marée rouge sang qui tua les poissons et souilla l'eau. Il est probable que la Mer Rouge ait été ainsi dénommée suite à ces profusions de dinoflagellés toxiques.

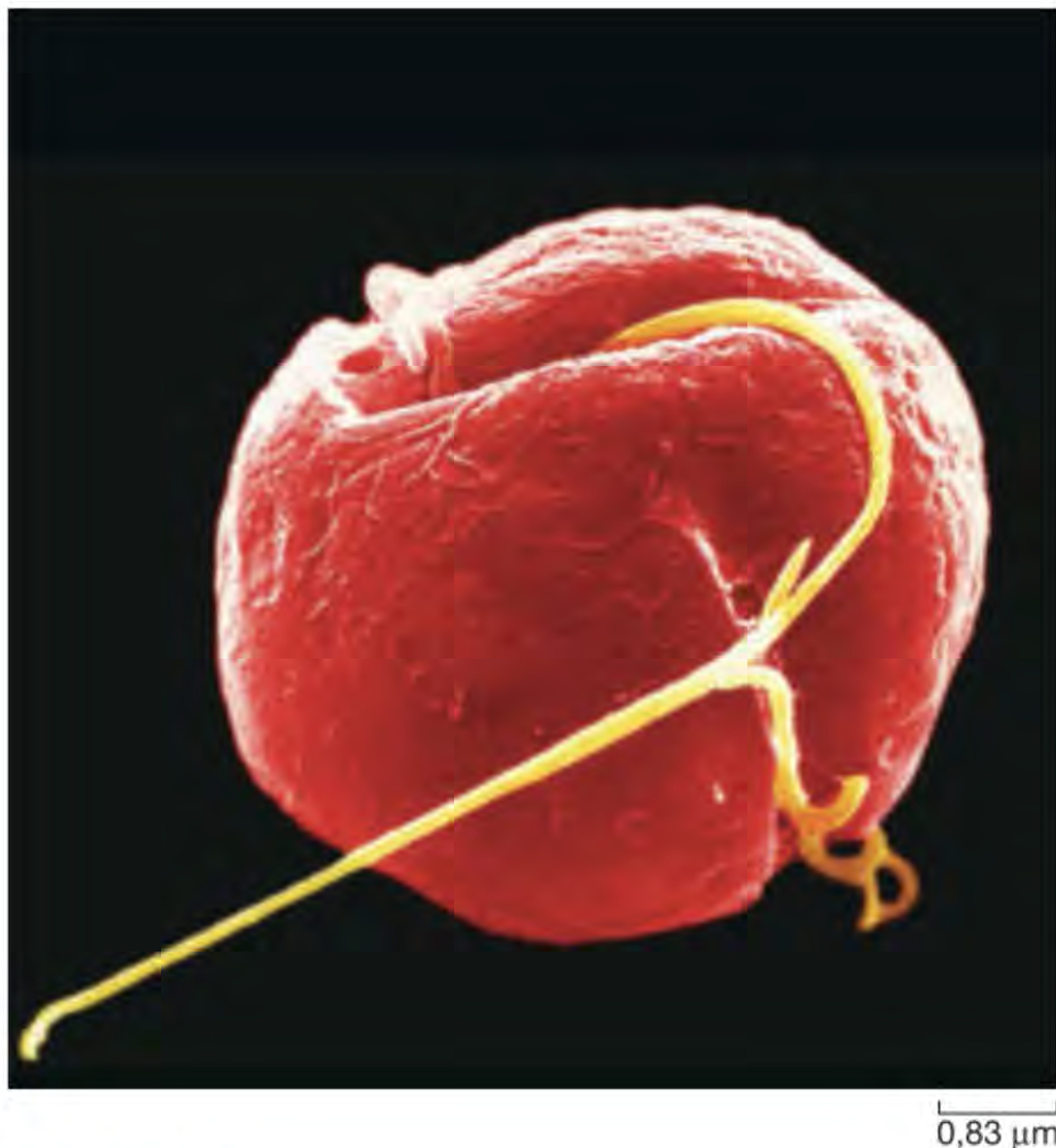



**FIGURE 8.13**

**Un dinoflagellé.** Bien que ce protozoaire (*Gymnodinium*) soit de petite taille, il peut, lorsqu'il est en très grand nombre, colorer la mer en rouge et produire des toxines qui entraînent la mort de beaucoup de poissons le long des plateformes continentales.

Les membres des ***Apicomplexa*** (L. *apex*, point +*com*, ensemble, + *plexus*, entrelacement) sont tous parasites. Ils se caractérisent par :

1. Un complexe apical favorisant leur pénétration dans les cellules-hôtes (ce complexe est un anneau dense et une structure en forme de cône localisée à l'extrémité antérieure de l'organisme)
2. Un noyau simple
3. L'absence de cils et de flagelles, à l'exception de certains stades de la reproduction
4. Des cycles de vie qui incluent typiquement des phases asexuée (schizogonie, sporogonie) et sexuée (gamétogonie).

Presque tous sont des parasites d'animaux et certains d'entre eux sont responsables de maladies sévères. Ils se répartissent dans leurs hôtes sous la forme de petites cellules infectieuses appelées sporozoïtes. Les sporozoïtes différencient à une extrémité (l'apex) un complexe d'organites spécialisé dans la pénétration dans les cellules et les tissus de l'hôte. Les genres *Cryptosporidium*, *Toxoplasma*, *Cyclospora*, *Babesia* et *Plasmodium* causent une variété de maladies chez les animaux domestiques et chez les humains.

Bien que les cycles de vie de ces protozoaires varient considérablement certains principes peuvent être dégagés. Beaucoup sont des parasites intracellulaires et leur cycle comprend trois phases. La **schizogonie** est la fission multiple d'un stade asexué dans les cellules parasitées avec formation d'un grand nombre d'individus, également asexués, appelés mérozoïtes qui quittent la cellule pour en infecter beaucoup d'autres. (La schizogonie productrice de mérozoïtes porte plus précisément le nom de **mérogonie**).

Quelques mérozoïtes s'engagent dans la gamétogonie qui débute la phase sexuée du cycle. Les microgamétocytes subissent une fission multiple et forment des microgamètes biflagellés qui émergent de la cellule-hôte infectée. Le macrogamétocyte se différencie directement en macrogamète. Le zygote issu de la fécondation s'entoure d'une membrane résistante et leur ensemble devient un oocyste.

Le zygote entre en méiose et les cellules qui en résultent subissent des mitoses répétées. Le processus, appelé **sporogonie**, aboutit à l'individualisation de sporozoïtes enfermés dans la coque de l'oocyste. L'ingestion et la digestion de cette coque par un nouvel hôte libèrent les sporozoïtes qui infectent ses cellules. Les sporozoïtes peuvent être introduits par d'autres moyens, la piqûre d'un moustique par exemple.

Le genre *Plasmodium* est responsable de la malaria (ou paludisme N. d. T.), et ses effets dévastateurs sur les populations humaines sont connus de longue date. Les premiers cas décrits remontent à 1550. La malaria contribua largement à l'échec des croisades durant l'ère médiévale et, avec le typhus, dévasta les armées plus que ne le firent les combats. Depuis le début des années 1970, la maladie est réapparue à travers le monde. On estime que, chaque année, plus de 100 millions d'êtres humains contractent la maladie.

Le cycle de vie du *Plasmodium* implique des hôtes vertébrés et des moustiques (Figure 8.15). La schizogonie se déroule d'abord dans les cellules du foie puis dans les globules rouges. Le moustique capture les gamétocytes à l'occasion d'un repas de sang. Après fécondation le zygote pénètre dans le tube digestif et se transforme en oocyste. La sporogonie produit des sporozoïtes haploides qui sont injectés dans l'hôte humain lorsque celui-ci est piqué par le moustique.

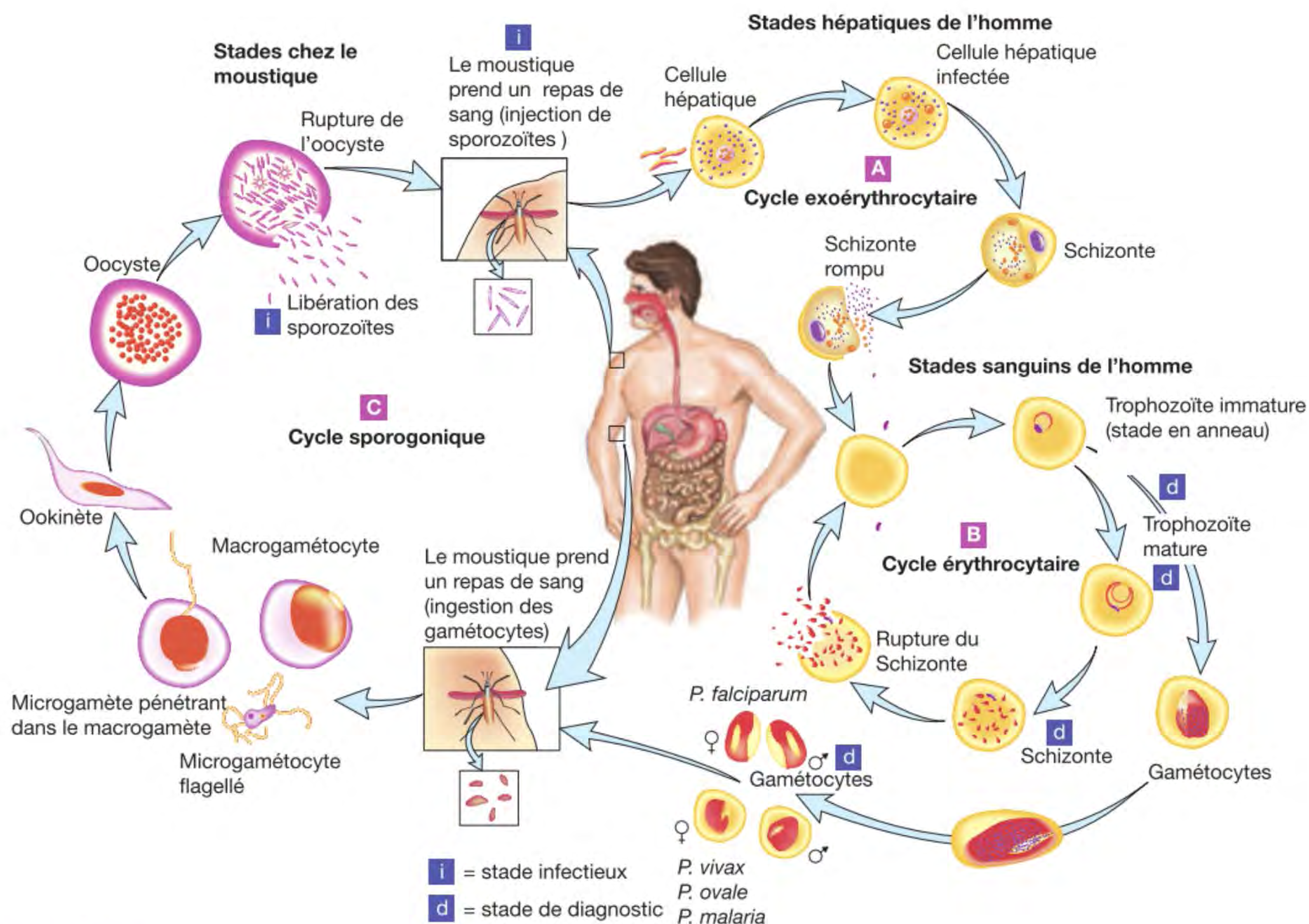



**FIGURE 8.14**

**Le cycle de vie de *Plasmodium*.** La schizogonie (mérogonie) se déroule dans les cellules du foie et, plus tard, dans les globules rouges des humains. La gamétogonie s'installe dans les globules rouges. A l'occasion d'un repas de sang, le moustique absorbe les micro et les macrogamètes qui fusionnent pour former les zygotes. Les zygotes pénètrent dans la paroi du tube digestif et se transforment en oocystes. Méiose et sporogonie produisent beaucoup de sporozoïtes haploïdes qui peuvent infecter un nouvel hôte lorsque le moustique le pique.

Les symptômes de la malaria se manifestent de façon périodique lors de phases appelées paroxysmes. Les frissons et la fièvre sont corrélés à la maturation du parasite, la rupture des globules rouges et la libération de métabolites toxiques.

Les quatre espèces de *Plasmodium* sont les formes principales responsables de la malaria chez l'homme. *P. vivax* provoque des paroxysmes, réguliers, toutes les 48 heures. C'est une espèce des régions tempérées, pratiquement totalement éradiquée dans toutes les parties du monde. *P. falciparum* est la forme la plus virulente. Le rythme des paroxysmes n'est pas aussi régulier. *P. falciparum* a sévi largement dans le monde mais, actuellement, est restreint aux régions tropicales et subtropicales. C'est un des plus grands tueurs de l'humanité, particulièrement en Afrique. *P. malariae* a une large distribution et les paroxysmes provoqués se répètent toutes les 72 heures. *P. ovale* est l'espèce la plus rare et principalement tropicale.

D'autres Apicomplexés sont également responsables de maladies graves. La coccidiose est une maladie de la volaille, des moutons, des chats et des lapins. Les genres *Isospora* et *Eimeria*, sont des parasites importants de la volaille. Les pertes annuelles par coccidiose de l'US poultry industry approchent les 35 millions de dollars. Une autre coccidie, *Cryptosporidium*, est mieux connue avec l'émergence du SIDA. Elle provoque les diarrhées chroniques des patients, elle est le seul protozoaire à résister à la chlorination et le plus virulent chez les individus immunodéprimés. La toxoplasmose est une maladie des mammifères, incluant l'homme et des oiseaux. La reproduction sexuée de *Toxoplasma* se déroule principalement chez les chats. Les infections sont déclenchées quand les oocystes sont ingérés avec de la nourriture contaminée par les fèces des chats ou quand une viande contenant des mérozoïtes enkystés est mangée crue ou insuffisamment cuite. Chez l'homme la plupart des infections sont asymptomatiques et neutralisées par les défenses immunitaires. Toutefois, si une femme est infectée peu avant ou pendant sa grossesse, le fœtus peut développer une toxoplasmose congénitale. La toxoplasmose congénitale est la cause majeure de mortalité natale et d'avortements. Les enfants qui survivent présentent fréquemment des signes de retard mental et de crises d'épilepsie. La maladie est incurable. La toxoplasmose fait également partie des

maladies opportunistes qui affectent les sujets atteints du SIDA. Les mesures préventives consistent à éloigner les chats errants et les chats de compagnie des bacs à sable des enfants, ou construire des bacs à sable couverts, mais aussi, des couples qui envisagent d'avoir des enfants, d'être vigilants aux dangers potentiels de manger de la viande crue de porc, d'agneau et de boeuf , donc d'en consommer rarement.

Les **ciliés** (*Ciliophora*) comprennent quelques-uns des protozoaires les plus complexes. Les ciliés sont largement distribués dans les eaux douces et marines. Quelques-uns sont symbiotiques. Les principales caractéristiques sont :

1. Des cils pour la locomotion et la création de courants d'eau pour la nutrition
2. Une pellicule relativement rigide et une forme plus ou moins fixée
3. Un cytostome (bouche) distinct
4. Un dimorphisme nucléaire avec un macronucleus de grande taille et un ou plusieurs micronuclei de plus petite taille

Les cils sont assez semblables aux flagelles mais ils sont plus courts, plus nombreux et distribués sur toute la surface du protozoaire (Figure 8.16). Les mouvements ciliaires sont coordonnés de telle sorte que des vagues ciliaires se propagent sur la surface du cilié. Beaucoup de ciliés peuvent inverser la direction du battement des cils et la direction de leur déplacement.

Les corpuscules basaux (kinétosomes) des cils adjacents sont interconnectés par un réseau élaboré de fibres qui assure à la fois l'ancrage des cils et le maintien de la forme de l'organisme.

Quelques ciliés ont développé une ciliature spécialisée. Les cils peuvent couvrir la surface externe du protozoaire et peuvent fusionner pour former des **cirres**, utilisés dans le mouvement. De façon alternative des surfaces importantes peuvent être dépourvues de cils.

Les **trichocystes** sont des structures pelliculaires principalement utilisées dans la protection. Ce sont des organites en forme de baguettes ou ovales orientés perpendiculairement à la membrane plasmique. Chez *Paramecium*, ils ont l'apparence d'un « tee de golf ». Ils peuvent se décharger avec expulsion d'un filament qui reste connecté à la surface (Figure 8.17). (N. d. T. les trichocystes sont encore nommés éjectosomes).

Quelques ciliés, comme *Paramecium*, ont un sillon cilié oral qui court sur un côté du corps (*voir Figure 8.16*). Les cils du sillon entraînent les particules nutritives vers l'extrémité du cytopharynx où une vacuole digestive se forme. Quand elle atteint une taille limite, elle se détache du cytostome et circule dans l'endoplasme. Le matériel non digéré est éliminé au niveau d'une ouverture temporaire ou d'un cytopyge permanent, trouvé chez beaucoup de ciliés.

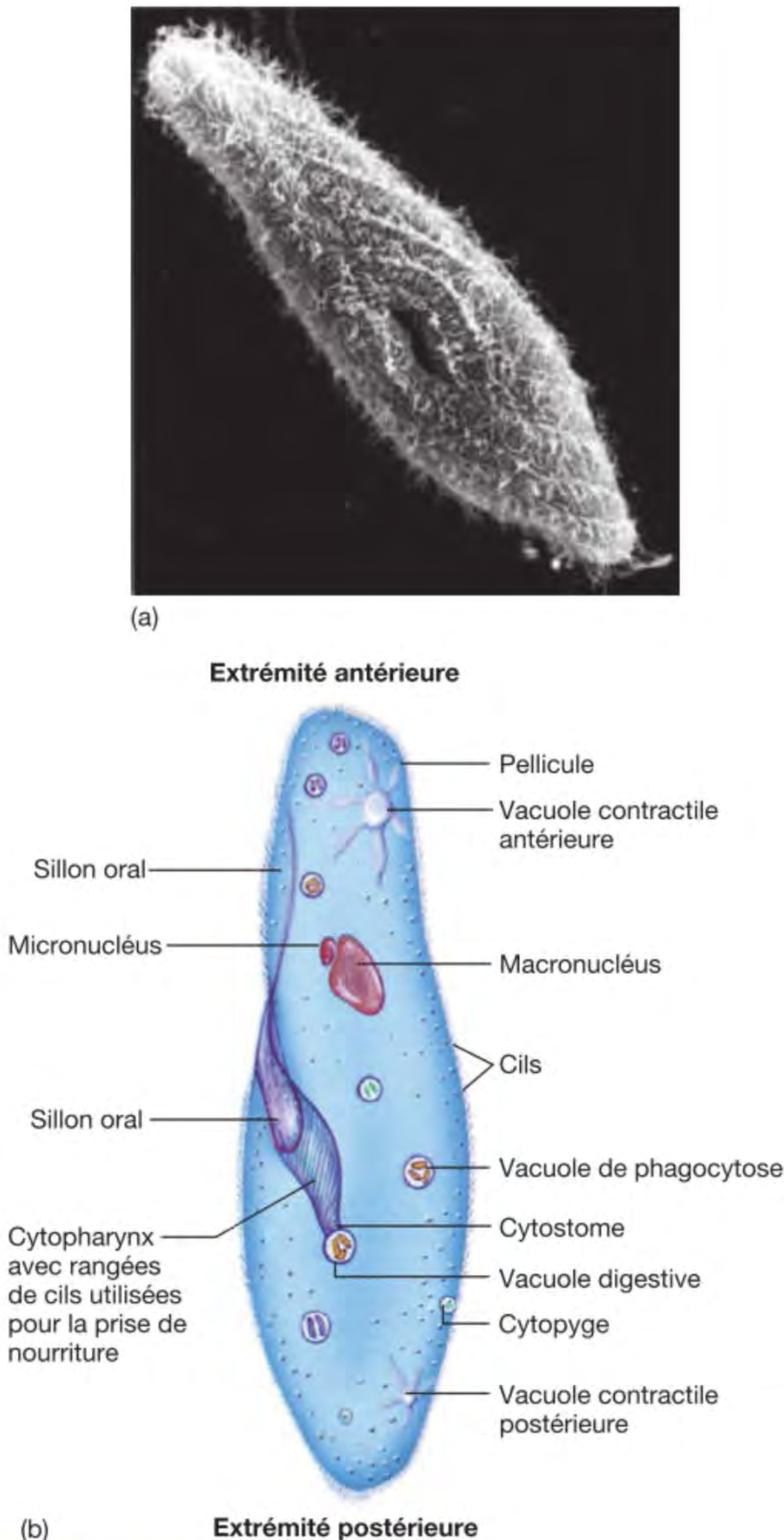



**FIGURE 8.15**

**Ciliophora.** (*a*) Le cilié *Paramecium sonneborn*. Cette paramécie a 40 microns de long. Noter le sillon oral près du milieu du corps qui conduit au cytopharynx (MEB × 1 600). (*b*) La structure d'un cilié type comme *Paramecium*.

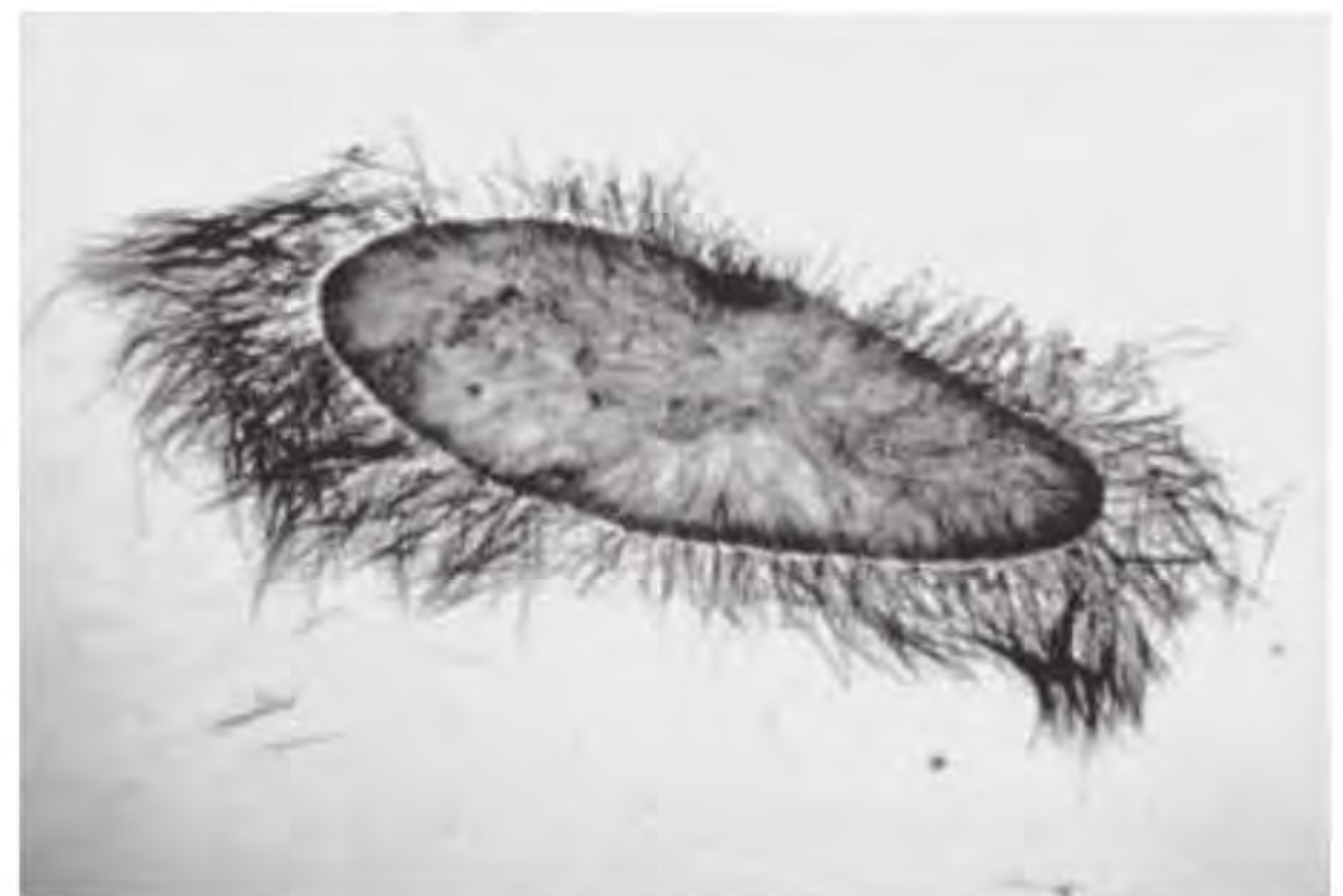


**FIGURE 8.16**

**Les trichocystes déchargés de *Paramecium*.** Chaque trichocyste, une fois déchargé, forme en un long filament de nature protéique et collant (MO × 150).

Certains ciliés qui mènent une vie libre ont pour proies d'autres protistes ou de petits animaux. La capture est souvent la conséquence d'un contact fortuit. *Didinium* se nourrit principalement de paramécies, proies plus volumineuses que lui. Il forme une ouverture temporaire qui peut s'élargir pour engloutir sa proie (Figure 8.18).

Les suctoriens sont des ciliés qui vivent fixés à leur substrat. Ils sont pourvus de tentacules dont les sécrétions paralysent les proies, d'autres ciliés ou des amibes. Les tentacules digèrent localement la pellicule des proies puis pompent leur cytoplasme par les fins canaux qu'ils renferment. Le mécanisme met probablement en jeu des microtubules (Figure 8.19).

Les ciliés ont deux sortes de noyaux. Le **macronucleus**, polyploïde, contrôle les activités métaboliques quotidiennes. Le ou les **micronuclé(us)i**, de petite taille, constituent la réserve génétique de la cellule.



**FIGURE 8.17**

**Un chasseur unicellulaire et sa proie.** *Didinium* (en forme de vase, à gauche) avalant *Paramecium* (à droite) (MEB × 550).



**FIGURE 8.18**

**La prise de nourriture d'un Suctorien (*Tokophrya spp.*).** L'extrémité en bouton d'un tentacule tient un cilié (à droite).Les tentacules déchargent des enzymes qui immobilisent la proie et dissolvent la pellicule. Les pellicules du tentacule et de la proie fusionnent et le tentacule s'élargit et s'invagine pour former un canal nutritif. Le cytoplasme de la proie descend le canal puis est incorporé dans des vacuoles d'endocytose qui se forment au fond du tentacule (MO × 181).

La reproduction asexuée des ciliés se réalise par fission binaire transversale et, occasionnellement, par bourgeonnement. Le bourgeonnement se déroule chez les suctoriens et produit des formes ciliées, qui se déplacent librement puis s'attachent au substrat et acquièrent la morphologie adulte.

Les ciliés se reproduisent également selon le mode sexué par **conjugaison** (Figure 8.20). Les partenaires impliqués sont des conjugants. Beaucoup d'espèces de ciliés ont de nombreux types sexuels qui ne sont pas tous mutuellement compatibles. Le contact initial est apparemment aléatoire et des sécrétions collantes de la pellicule favorisent l'adhésion. Les membranes cytoplasmiques fusionnent ensuite et restent ainsi pendant plusieurs heures.

Le macronucléus ne participe pas à l'échange qui suit. Il se désintègre durant ou après les évènements dans lesquels sont impliqués les micronucléi, puis est reconstitué par les micronucléi des cellules filles.

Après séparation, les exconjugants sont le siège d'une série de divisions nucléaires pour restaurer les caractéristiques nucléaires de l'espèce, en particulier, la formation d'un macronucléus à partir d'un ou de plusieurs micronucléi. Des divisions cytoplasmiques accompagnent ces évènements.

La plupart des ciliés sont des formes libres ; certains, toutefois, sont commensalistes ou mutualistes et quelques-uns sont des parasites. *Balantidium coli* est un parasite du gros intestin des hommes, des cochons et d'autres mammifères. À certains moments c'est un prédateur de ciliés, à d'autres, il sécrète des enzymes protéolytiques qui nécrosent l'épithélium de l'hôte causant des ulcérations. (Ses effets pathogènes ressemblent à ceux de *Entamaeba histolytica*). *B. coli* passe d'un hôte à un autre sous la forme de kystes qui se forment lorsque les excréments commencent à se déshydrater dans le gros intestin. La contamination fécale de la nourriture ou de l'eau est le mode de transmission le plus courant. Sa répartition est potentiellement assez large mais il est plus commun aux Philippines.

D'autres espèces de ciliés vivent en grand nombre dans le rumen des ongulés (animaux à sabot). Elles contribuent aux processus de digestion de leurs hôtes.

## Synthèse de la section 8.4

Selon la classification la plus récente les protistes se subdivisent en six Super-Groupes. Les quatre plus importants, avec leurs exemples les plus représentatifs, sont discutés dans ce chapitre. Les *Excavata* ont un cytostome et un flagelle postérieur. *Giardia*, *trichomonas*, *Euglena* et les *Trypanomosomes* en font partie. Les *Amoeboza* forment des pseudopodes ; *Amoeba*, *Naeglaria* et *Entamoeba* sont des exemples. Les foraminifères et les radiolaires sont des *Rhizaria* marins communs et sont pourvus de filipodes. *Difflugia* en est un membre très représentatif. Le super-groupe des *Chromoalveolata* renferme des formes très diverses de protistes unifiées autour de la présence d'un plaste et de son origine. Les *Alveolata* incluent les dinoflagellés et les ciliés. Les membres des Apicomplexés sont tous parasites et comptent, parmi eux, les espèces du genre *Plasmodium* responsables de la malaria. Beaucoup d'apicomplexés ont un cycle de vie organisé autour de trois évènements majeurs : schizogonie, gamétogonie et sporogonie.

***Pourquoi la recherche d'un poison pour combattre les protistes du genre Plasmodium, agents responsables de la malaria, présente-t-elle une difficulté majeure ?***

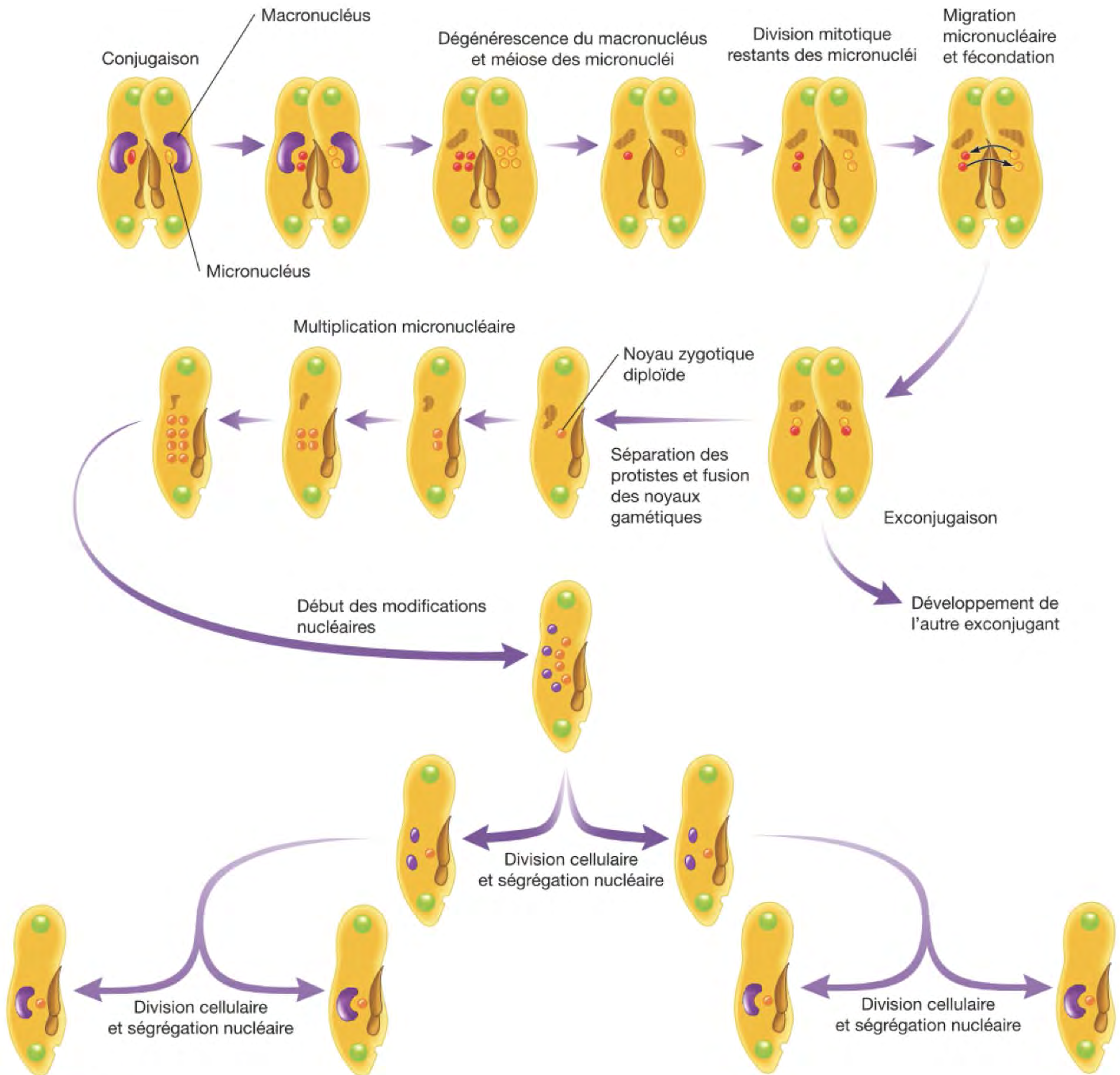



**FIGURE 8.19**

**Conjugaison de *Paramecium*.** Durant le phénomène, les conjugants échangent le matériel génétique contenu dans les micronucléi et les micronucléi d'individus qui se sont séparés fusionnent. Les micronucléi se multiplient ensuite et se réorganisent pour mettre en place les caractéristiques nucléaires de l'espèce et la division cellulaire intervient. Huit nouveaux protistes sont produits par chaque événement de conjugaison. (Seuls sont figurés ici les évènements qui interviennent dans un seul des deux exconjugants).

## 8.5 Considérations phylogénétiques supplémentaires

### Compétence à acquérir

1. Expliquer l'essai de phylogénie des eucaryotes basé sur les comparaisons des séquences de l'ARNr 18S.

Les protozoaires sont probablement apparus il y a 1,5 milliard d'années. Bien que les espèces fossiles connues se chiffrent à plus de 30 000 leur utilité reste assez négligeable pour permettre de comprendre l'origine et l'évolution des différents groupes de protozoaires. Seuls les protozoaires à parties dures (tests) sont bien représentés dans les séries fossilifères et les foraminifères et les radiolaires sont les éléments dominants des collections de fossiles extraits des terrains précambriens. Les résultats récents fournis par l'analyse des

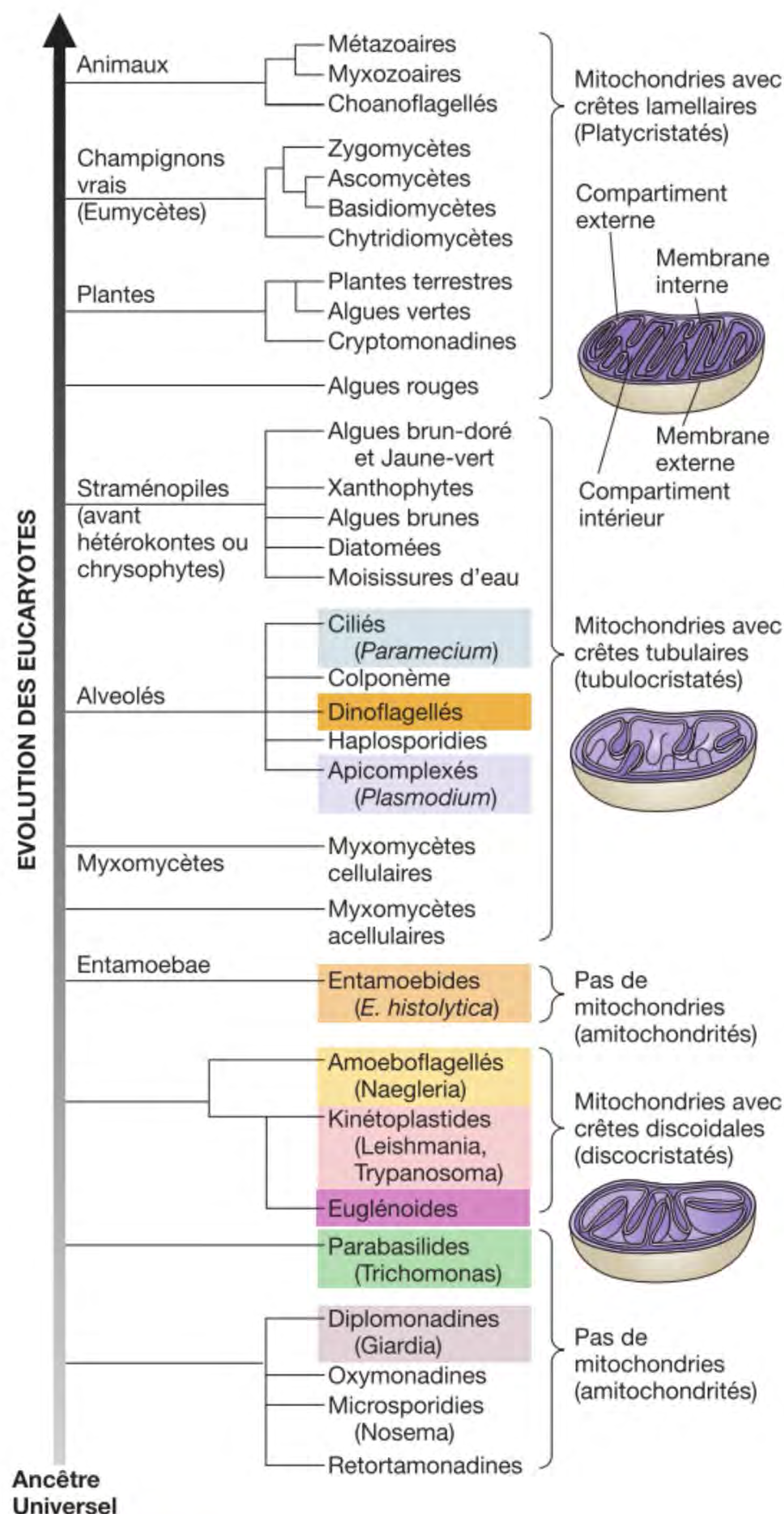



**FIGURE 8.20**

**Essai de phylogénie de l'arbre de vie des eucaryotes à partir de comparaisons des séquences d'ARNr 18S.** La phylogénie moléculaire récente de l'ARNr nucléaire montre que ces eucaryotes sont polyphylétiques ( les groupes de protozoaires sont surlignés avec des couleurs différentes). Le taxon « Protozoaires » devrait être exclu des schémas de classification qui cherchent à représenter les histoires évolutives moléculaires réelles. Le terme peut encore être employé (comme cela est dans ce chapitre) pour désigner, dans le groupe polyphylétique des protistes, des organismes qui ne sont pas en relation mais qui partagent certaines caractéristiques morphologiques,reproductives, écologiques et biochimiques.

séquences d'ARN ribosomal suggèrent que les quatre super-groupes étudiés dans ce chapitre ont probablement des origines séparées (Figure 8.21). Des modifications de ce schéma de classification sont en permanence proposées pour tenir compte des données d'ordre ultrastructural et moléculaire nouvellement publiées.

## Synthèse de la section 8.5

La phylogénie moléculaire récente basée sur l'ARNr nucléaire indique que les protistes protozoaires sont polyphylétiques.

***Pourquoi les protozoaires sont-ils considérés comme un groupe polyphylétique ?***

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

### Les protistes-animaux doivent se situer à la croisée entre les organismes les plus simples et ceux qui sont complexes

Entre les microorganismes unicellulaires (Eubactéries et Archées) et les eucaryotes multicellulaires se situent les protistes. Les protistes établissent donc un pont entre les formes de vie simples et celles qui sont complexes. Comme cela a été indiqué dans ce chapitre, la plupart des protistes sont des cellules eucaryotes simples qui donnent un aperçu de ce à quoi devaient ressembler les premiers eucaryotes.

Les protistes sont intéressants pour les biologistes de l'évolution, car ils doivent conserver des traces des évènements majeurs de l'évolution des eucaryotes. Par exemple, les jakobides, un groupe d'entre eux, ont des mitochondries qui ressemblent à des bactéries plus que celles de n'importe quel autre eucaryote. En conséquence, les jakobides peuvent ressembler aux microorganismes qui vivaient peu de temps après que les cellules aient incorporé des bactéries aérobies par endosymbiose (*voir encadré dans le chapitre 2*). À une autre extrémité du spectre évolutif se placent les choanoflagellés (un groupe de zooflagellés libres vivant principalement dans les eaux douces). Beaucoup d'espèces de choanoflagellés sont sessiles, attachées de façon permanente au substrat (Figure 8.1 de l'encadré). Chaque individu a un flagelle simple et ressemble de façon troublante aux « cellules à collerette » (N. d. T. choanocytes) des éponges (*voir Figure 9-5*) – les animaux les plus simples. Souvent les individus sont regroupés au sommet d'un pédoncule et / ou incrustés dans une sécrétion gélatineuse. Beaucoup d'espèces sont coloniales et immobiles. Les membres du genre *Proterospongia* forment des colonies (planctoniques) de plusieurs centaines de cellules et ressemblent à des éponges primitives. Il est encore incertain de se prononcer sur le fait que cette ressemblance reflète une réelle relation phylogénétique et soit un carrefour entre les flagellés unicellulaires et les éponges multicellulaires complexes ou encore le résultat d'une évolution indépendante et convergente. Les réponses définitives doivent être apportées par le séquençage des acides nucléiques qui fournira une mesure objective du degré de parenté plus que ne peuvent le faire des apparences superficielles.

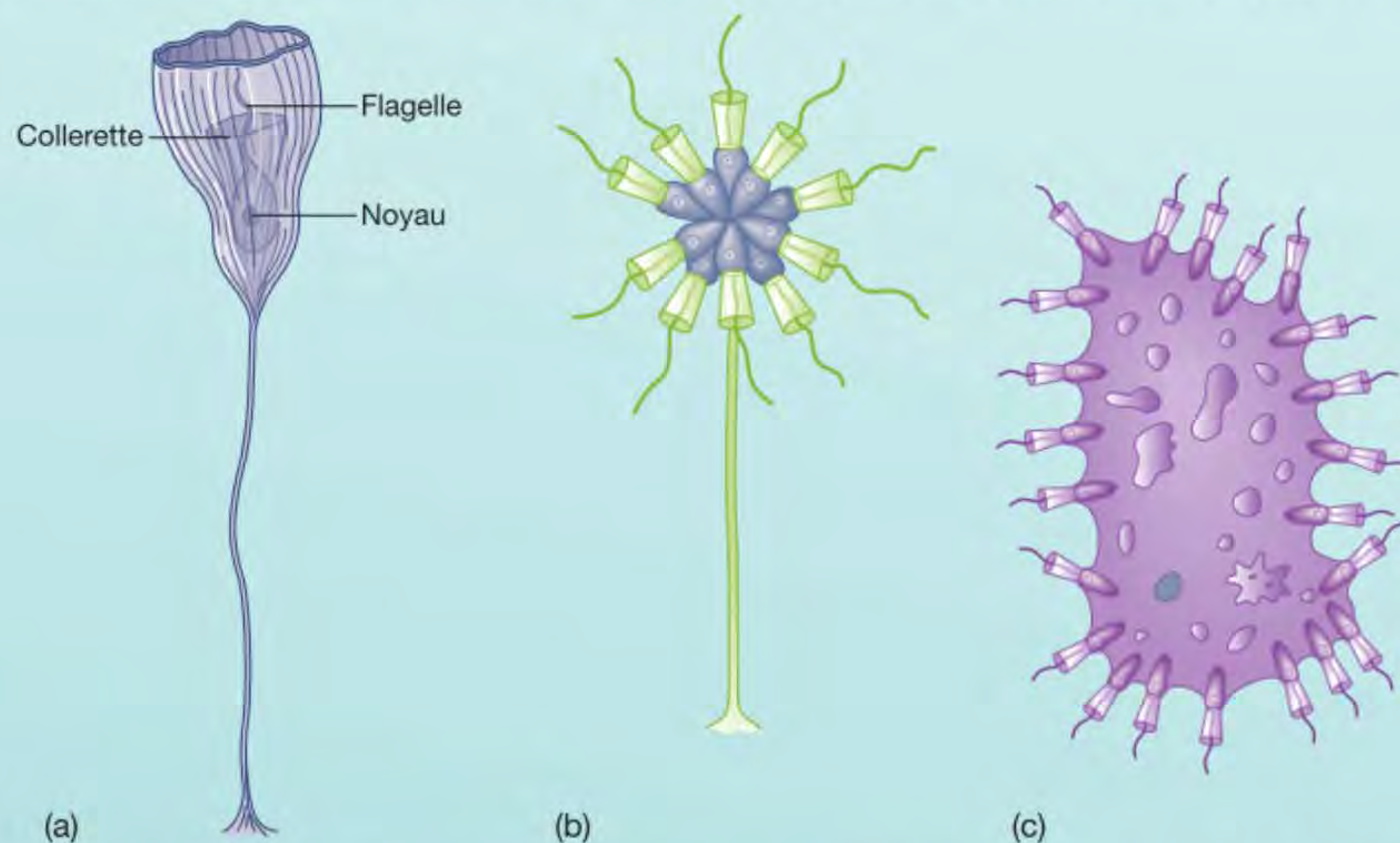



**FIGURE 8.1 Diversité des zooflagellés.** Choanoflagellés : (*a*) *Stephanoecea*. (*b*) *Codosiga*, une espèce coloniale. (*c*) *Protrospongia*, une autre espèce coloniale, avec des individus incrustés dans une matrice épaisse et gélatineuse.

## RÉSUMÉ

**8.1 Perspective évolutive des protistes**

Les protistes constituent un groupe polyphylétique qui a émergé il y a 1,5 milliard d'années quand les Archées et les eucaryotes ont divergé. Ils sont divisés en six super-groupes, quatre d'entre eux contenant les protozoaires. Les voies évolutives qui ont conduit aux protozoaires modernes sont incertaines.

**8.2 La vie à l'intérieur d'une membrane simple**

Les protozoaires sont à considérer à la fois comme des cellules et comme des organismes. Des organites spécialisés dans le style de vie unicellulaire sont les supports de beaucoup de fonctions.

**8.3 Modes de vie symbiotiques**

Beaucoup de protozoaires vivent en relation symbiotique avec d'autres organismes, souvent aussi les relations engagées sont de type hôte-parasite.

**8.4 Taxonomie des protistes et des protozoaires**

La plupart des membres des Excavata ont un cytostome et un flagelle dirigé postérieurement. Les principaux genres sont Giardia, Trichomonas, Euglena et le zooflagellé Trypanosoma qui cause la maladie du sommeil.

Les Amoebozoa possèdent des pseudopodes qui leur servent à se déplacer et à capturer la nourriture. Amoeba, Naeglaria et Entamoeba en sont des exemples.

Les foraminifères et les radiolaires sont des Rhizaria marins communs pourvus de très fins pseudopodes (filopodia). *Difflugia* est un représentant typique de ce super-groupe.

Les *Chromalveolata* sont très divers. Ils sont autotrophes, mixotrophes ou hétérotrophes. Leur point commun est l'origine du plaste qu'ils renferment.

Les *Alveolata* (*Alvéolés*) forment un groupe important qui inclut les dinoflagellés, les *Aplicomplexa* (*Apicomplexés*) et les *Ciliphora* (*Ciliés*). Les apicomplexés sont tous parasites avec, comme représentants, *Plasmodium* et *Toxoplasma* responsables de la malaria et de la toxoplasmose, respectivement. Beaucoup d'apicomplexés ont un cycle de vie à trois temps impliquant schizogonie, gamétogonie et sporogonie. C'est parmi les ciliés que se rencontrent les protozoaires les plus complexes. Les ciliés sont pourvus de cils et renferment un macronucléus et un ou plusieurs micronucléi.

**8.5 Considérations phylogénétiques supplémentaires**

Les relations évolutives précises sont difficiles à déterminer chez les protozoaires. Les collections de fossiles sont peu fournies et ce qui existe ne peut aider à déduire ce type de relations. Toutefois, la comparaison des séquences d'ARN ribosomal indique que chacun des quatre super-groupes de protistes a probablement une origine séparée.

## Questions de révision sur les concepts

1. Lequel des protozoaires suivants se déplace à l'aide de flagelles.
   a. Amoeba
   b. *Euglena*
   c. *Paramecium*
   d. a et b sont corrects
   e. Aucun des choix n'est correct.
2. Les ciliés
   a. peuvent se déplacer à l'aide de pseudopodes.
   b. ne sont pas aussi variés que les autres protistes.
   c. ont un cytopharynx pour la prise de nourriture.
   d. sont étroitement apparentés aux radiolaires.
   e. sont parasites pour la plupart.
3. Les dinoflagellés
   a. se reproduisent sexuellement.
   b. ont des plaques protectrices de cellulose.
   c. ne produisent pas beaucoup de nourriture et d'oxygène.
   d. ont des cils et non des flagelles.
   e. sont les plus grands de tous les protozoaires.
4. Lequel des groupes suivants de protozoaires n'a pas d'organite locomoteur ?
   a. Apicomplexés
   b. Euglénoides
   c. Amibes
   d. Dinoflagellés
   e. Trypanosomes
5. Lequel des protozoaires suivants possède une tache oculaire lui permettant de détecter la lumière nécessaire pour la photosynthèse ?
   a. Apicomplexés
   b. Euglénoïdes
   c. Amibes
   d. Dinoflagellés
   e. Trypanosomes

## Questions d'analyse et d'application

1. S'il est impossible de connaître avec certitude les voies évolutives qui ont conduit à l'émergence des protozoaires et des phyla animaux, est-il valable d'émettre des hypothèses sur ces relations ? Pourquoi ou pourquoi pas ?
2. Selon quels critères les protozoaires sont similaires aux cellules animales ? Selon quels autres en sont-ils différents ?
3. Si la reproduction sexuée est inconnue chez les Euglènes comment pensez-vous que ce lignage d'organismes ait pu survivre au cours du temps de l'évolution ? (Il faut se rappeler que la reproduction sexuée est à l'origine de la variabilité génétique qui permet aux espèces de s'adapter aux changements environnementaux).
4. L'utilisation du DDT a été restreinte pour diverses raisons écologiques. Dans le passé, il s'est révélé être un agent efficace contre la malaria. Beaucoup d'organisations souhaiteraient que cette forme de contrôle du moustique soit écartée. Etes-vous d'accord ou non ? Expliquez pourquoi.
5. Si vous voyagez et risquez d'être concerné par la dysenterie amibienne, quelles mesures devez-vous prendre pour éviter de contracter la maladie ? Comment diffèrent les précautions à prendre si vous allez dans une région où la malaria est un problème ?

# 9

# Organisation multicellulaire au niveau des tissus



## Plan du chapitre



## 9.1 Perspective évolutive

### Compétence à acquérir

1. Quelle forme le premier ancêtre des animaux pluricellulaires pouvait-il avoir si l'hypothèse de l'origine syncytiale des animaux est correcte ?

Les animaux multicellulaires à organisation tissulaire ont captivé l'intérêt des scientifiques et de ceux qui ne le sont pas. La description de certains représentants du phylum des Cnidaires, par exemple, pourrait alimenter l'imagination d'un écrivain de science-fiction .

> À distance, sans être menacé, j'étais envoûté par cette beauté. Un flotteur bleu, de grande taille m'invitait à m'approcher. En nageant à proximité, je découvrais, initialement cachée à ma vue, une infrastructure de tentacules dont certains pendaient à plus de neuf mètres sous la surface de l'eau ! La créature semblait constituée de nombreux individus, apparemment non semblables puisque j'arrivais à en distinguer huit formes différentes.
>
> Attiré, plus près encore, la vraie nature de cette étrange créature m'a douloureusement été révélée. La beauté de ce flotteur rempli de gaz cachait certaines des armes les plus redoutables que l'on puisse imaginer. Quand je me suis frotté aux tentacules soyeux, j'ai ressenti une douleur atroce. Sans mon gilet de survie, je me serais noyé. J'ai cru vraiment, pendant un certain temps, que c'était là mon destin.

Les nageurs en eaux tropicales qui ont approché *Physalia physalis*, le vaisseau de guerre Portugais, savent que cette description fictive est vraie (Figure 9.1). Dans les organismes comme *Physalia physalis*, les cellules sont groupées, spécialisées dans la réalisation de différentes fonctions et interdépendantes. Ce chapitre traite trois phyla d'animaux multicellulaires (métazoaires N. d. T.) dont le degré d'organisation varie de la simple association de cellules à celui de cellules agencées en tissus distincts. Ce sont les Porifères, les Cnidaires et les Cténophores. Ils sont apparus indépendamment, très tôt, au cours de l'évolution des animaux. Les Porifères, quoique non simples, sont, dans le contexte de l'évolution, les animaux les plus primitifs. Les Cnidaires et les Cténophores sont les premiers animaux dont l'organisation est structurée à partir de feuillets embryonnaires (Figure 9.1).

### Les origines de la multicellularité

La vie multicellulaire fait partie de l'histoire de la terre depuis au moins 800 millions d'années. Les fossiles d'éponges (phylum des Porifères) les plus anciens datent de 580 millions d'années (mya). Les études moléculaires font remonter les porifères à environ 650 mya. Les acritarches, microfossiles incluant des structures d'origines diverses, enveloppes d'œufs de petits métazoaires, restes de cystes d'algues vertes, datent de 1000 mya ou plus. L'histoire évolutive de la multicellularité s'enracine profondément dans la période précambrienne.

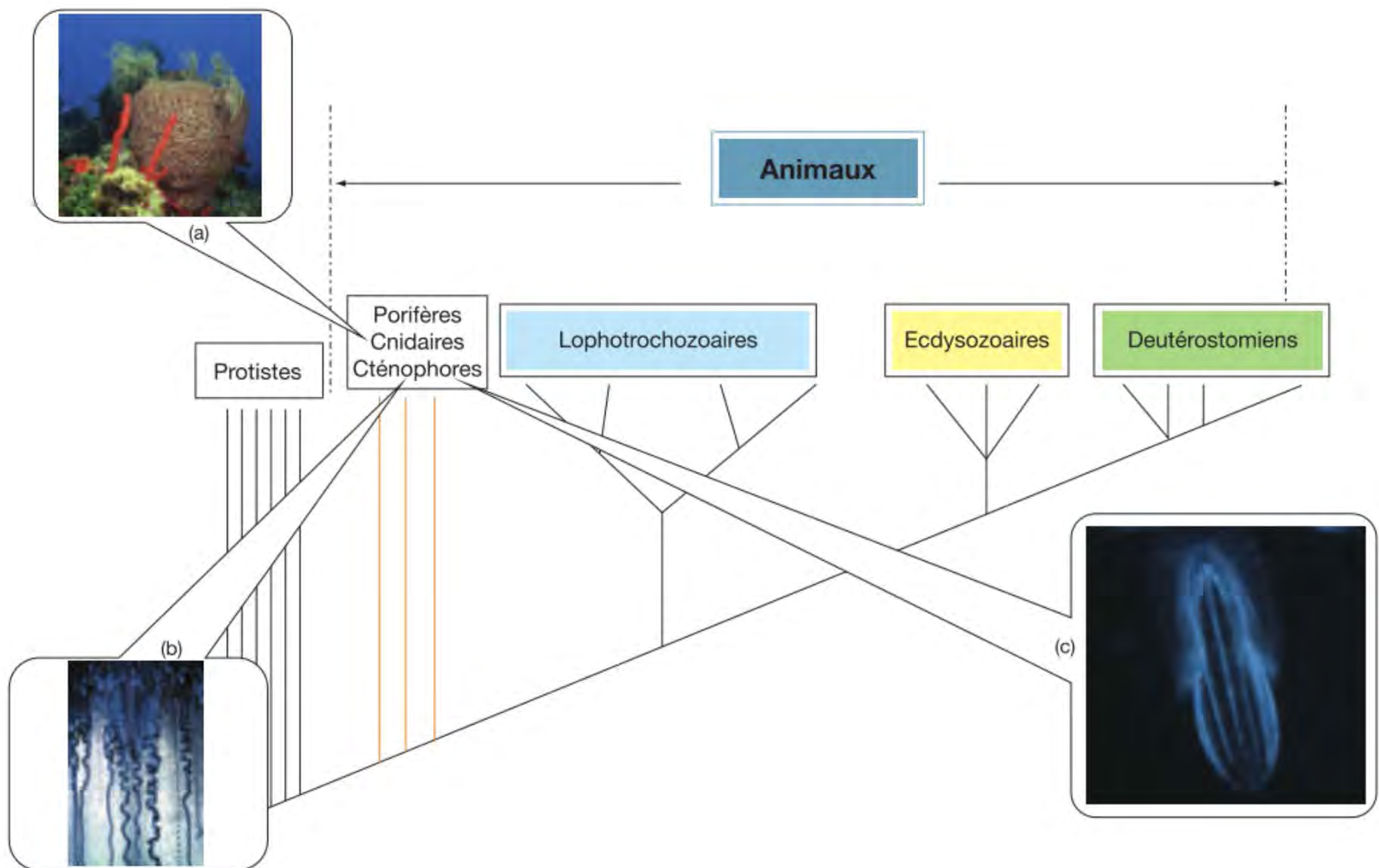



**FIGURE 9.1**

**Relations évolutives des Porifères, Cnidaires et Cténophores.** Cette figure propose une interprétation des relations entre les Porifères, les Cnidaires, les Cténophores et les autres membres du règne animal. Les preuves sont apportées par les données modernes de la biologie du développement et de la biologie moléculaire. (*a*) Les membres du phylum des Porifères ont probablement dérivé d'ancêtres choanoflagellés. (L'éponge aux doigts rouges *Haliclona rubens*, et une éponge en forme de bol, *Xestospongia*, sont montrées ici. Toutes deux sont trouvées dans les eaux des Caraïbes). (*b*) Les membres du phylum des Cnidaires sont apparus très tôt dans l'évolution animale-probablement à partir d'ancêtres à symétrie radiaire. *Physalia physalis*, le vaisseau de guerre Portugais est représenté ici. Les tentacules ont plus de 9 m de long et sont chargés de nématocystes, léthaux pour les petits invertébrés et dangereux pour l'homme. Un flotteur bleuté de près de 12 cm de long est à la surface de l'eau. Il n'est pas montré sur cette photographie. *Physalia physalis* est présente sur la côte des Caraïbes et de l'Atlantique Sud. (*c*) Les membres du phylum des Cténophores sont les méduses à peigne ; Les relations de ce groupe avec celui des Cnidaires ou des Porifères sont probablement distantes. *Mnemiopsis leydi* est montré ici. Ce cténophore est originaire de l'ouest de l'Océan Atlantique.

Beaucoup d'évènements de cette période ont été perdus. Les premières séries de fossiles sont clairement recensées entre 600 et 500 mya, à la limite entre le précambrien et le cambrien, avec les fossiles reconnus d'organismes appartenant aux phyla modernes (*voir Aperçus évolutifs p. 120*).

Les évènements évolutifs qui ont conduit à la multicellularité sont enveloppés de mystère. Beaucoup de zoologistes pensent que l'état multicellulaire a pour origine des cellules en division restées agglomérées et qu'il s'est édifié comme les colonies de plusieurs protistes. Des variations autour de ce schéma ont été proposées. L'ensemble est regroupé sous **l'hypothèse coloniale** (Figure 9.2*a*).

Un autre mécanisme envisagé est connu sous le nom **d'hypothèse syncytiale** (Figure 9.2*b*). Un syncytium se présente comme une grande cellule multinucléée. La formation de membranes plasmiques dans le cytoplasme d'un protiste syncytial aurait produit un organisme multicellulaire de petite taille. Les deux hypothèses sont supportées par les exemples d'organisation coloniale et syncytiale parmi les phyla de protistes actuels.

## Les origines des animaux

Les figures 9.1 et 9.2 représentent le règne animal comme étant monophylétique, c'est-à-dire dérivé d'un ancêtre commun. Cette hypothèse s'appuie sur les similarités frappantes dans les structures cellulaires que partagent les animaux : cellules flagellées, notamment monoflagellées ; formation d'asters au cours de la mitose (*voir Figure 3.5*) ; similarités dans certaines jonctions intercellulaires et protéines impliquées dans les mouvements. Les données moléculaires soutiennent fortement la monophylie. Elles ont été utilisées pour établir les arbres de la Figure 9.1 et de la page de couverture.

Le groupe de protistes, probable ancêtre commun des animaux, a été identifié. Il s'agit des choanoflagellés. Ils possèdent une collerette qui entoure la base du flagelle utilisé pour la prise de la nourriture (*voir Figure 8.1a de l'encadré*). Ces cellules sont virtuellement identiques aux choanocytes des éponges. La biologie moléculaire apporte des informations qui confirment l'hypothèse d'une telle origine.

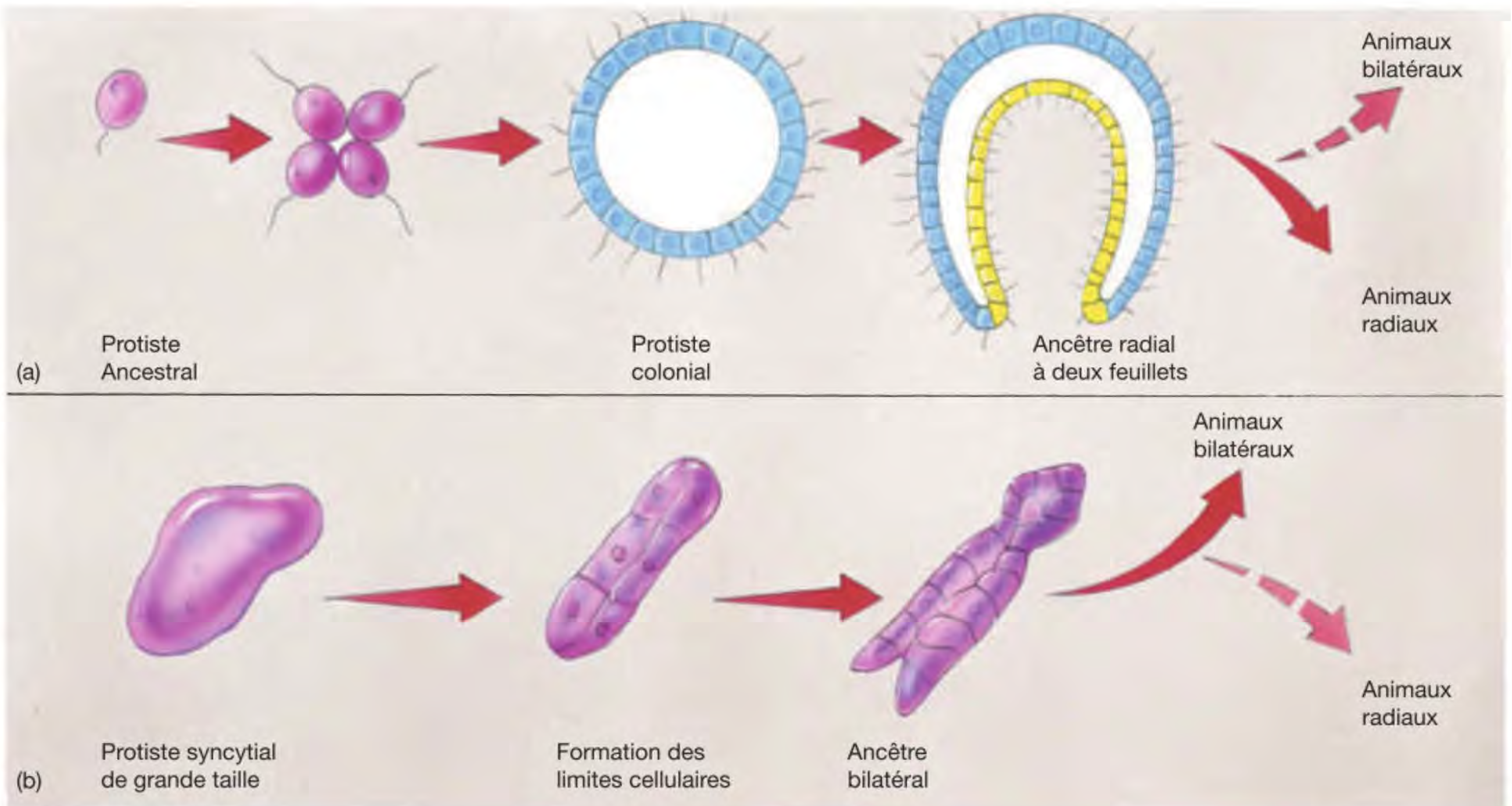



**FIGURE 9.2**

**Deux hypothèses sur l'origine de la multicellularité.** (*a*) L'hypothèse coloniale. La multicellularité apparaît quand les cellules d'un protiste en division restent solidaires. L'invagination des cellules peut avoir mis en place un deuxième feuillet. Cette hypothèse s'appuie sur l'organisation coloniale de certains protistes. (Le protiste colonial et l'ancêtre radial à deux feuillets sont représentés en coupes). (*b*) L'hypothèse syncytiale. La multicellularité aurait pu émerger quand des membranes plasmiques se seraient formées dans le cytoplasme d'un protiste multinucléé de grande taille. Les ciliés multinucléés et bilatéraux supportent cette hypothèse.

### Synthèse de la section 9.1

La multicellularité est apparue il y a approximativement 600 millions d'années. Les évènements qui en sont à l'origine sont encore largement inconnus. L'hypothèse syncytiale suggère la formation de limites cellulaires dans un protiste syncytial de grande taille. L'hypothèse coloniale propose l'association de cellules issues de divisions successives. Les similarités que les choanoflagellés partagent avec les cellules des animaux permettent de supposer que d'anciens protistes de ce groupe ont pu être les ancêtres des animaux.

***En admettant que les choanoflagellés sont les ancêtres des animaux, quelle est, des deux hypothèses, coloniale ou syncytiale, celle qui fournirait l'explication la plus vraisemblable de l'origine des animaux ? Justifiez.***

## 9.2 Phylum des Porifères

### Compétences à acquérir

1. Décrire les caractéristiques des membres du phylum des Porifères.
2. Justifier l'affirmation selon laquelle il y a une corrélation entre « l'augmentation de la taille du corps des Porifères et la complexification de la paroi ».

Les Porifères (L. *porus*, pore + *fera*, porter), ou éponges, sont des animaux principalement marins dont les cellules sont peu organisées (Figure 9.3 ; Tableau 9.1). La taille des 9 000 espèces connues (nombre approximatif) varie de moins de 1 centimètre à une masse dont on aurait du mal à faire le tour avec nos bras.

Parmi les caractéristiques du phylum on peut citer :

1. Asymétrie ou symétrie superficielle radiaire
2. Trois types cellulaires : pinacocytes, cellules mésenchymateuses et choanocytes
3. Cavité centrale, ou des séries de chambres ramifiées à l'intérieur desquelles l'eau circule et permet la nutrition par filtration
4. Pas de tissus et pas d'organes

### Types cellulaires, paroi du corps et squelettes

En dépit de leur relative simplicité, les éponges sont plus que des colonies de cellules indépendantes. Comme chez les autres animaux, leurs cellules sont spécialisées dans la réalisation de fonctions particulières. Cette organisation correspond en fait à une division du travail.

Les **pinacocytes** sont des cellules fines, aplaties qui forment la surface externe du corps de l'éponge. Elles sont faiblement contractiles et leurs contractions peuvent changer la forme générale. Chez de nombreuses éponges, quelques pinacocytes sont spécialisés en **porocytes** contractiles et de forme tubulaire qui peuvent réguler la circulation de l'eau (Figure 9.4*a*). Les ouvertures qu'ils ménagent sont des voies pour le mouvement de l'eau au travers de la paroi du corps.


(a)


(b)

**FIGURE 9.3**

**Phylum des Porifères.** Beaucoup d'éponges sont brillamment colorées en rouge, orange, vert ou jaune. (*a*) *Verongia* sp. (*b*) *Axiomella* sp.

**TABLEAU 9.1**
**CLASSIFICATION DES PORIFÈRES**

**Phylum des Porifères***
Le phylum animal dont les membres sont sessiles et asymétriques ou à symétrie radiaire ; corps organisé autour de canaux et de chambres aquifères ; cellules non organisées en tissus ou organes. Environ 9 000 espèces.

**Classe des Eponges calcaires (Calcarea)**
Spicules composés de carbonate de calcium ; spicules en forme d'aiguilles ou à trois ou quatre rayons ; formes du corps de type ascon, leucon ou sycon ; toutes marines. Éponges calcaires. *Grantia (= Scypha), Leucosolenia*.

**Classe des Hexactinellides**
Spicules composés de silice et à six rayons ; spicules souvent fusionnés en un réseau intriqué ; en forme de coupe ou de vase ; forme du corps de type sycon ou leucon ; trouvées de 450 à 900 m de profondeur dans la partie tropicale Ouest de l'océan Indien et dans l'est du Pacifique. Éponges siliceuses ou de verre. *Euplectella* (Panier de fleurs de Vénus).

**Classe des Démosponges**
Éponges brillamment colorées avec des spicules allongés en aiguilles ou à quatre rayons composés de silice, de spongine ou des deux ; forme du corps de type leucon ; plus de 1 m de haut et de diamètre. Comprend une famille d'éponges d'eau douce, les Spongillidés, et les éponges de toilette. *Cliona, Spongilla*.

* La classe des Sclérosponges a été récemment abandonnée et ses membres répartis dans les éponges Calcaires et les Démosponges.

Sous la couche des pinacocytes se trouve une structure à consistance gélifiée appelée le **mésohyle** (Gr. *meso*, middle + *hyl*, matière). Des cellules amoeboïdes appelées **cellules mésenchymateuses** se déplacent dans le mésohyle et sont spécialisées dans la reproduction, la sécrétion d'éléments squelettiques, le transport et le stockage de la nourriture et la formation d'anneaux contractiles autour des ouvertures de la paroi.

Sous le mésohyle, limitant le ou les chambres internes, se trouvent les choanocytes ou cellules à collerette. Les **choanocytes** (Gr. *choane*,tunnel + *cyte*, cellule) sont des cellules flagellées pourvues d'un anneau de microvillosités formant une collerette entourant le flagelle. Des microfilaments connectent les microvillosités et dessinent un réseau à l'intérieur de la collerette. Le flagelle crée des courants d'eau au travers de l'éponge et la collerette filtre les particules nutritives microscopiques en suspension (Figure 9.4*b*). La présence de choanocytes établit un lien évolutif entre les éponges et les protistes du groupe des choanoflagellés. Ce lien est discuté à la fin du chapitre.

Le corps des éponges est soutenu par un squelette fait de structures microscopiques, pointues, semblables à des aiguilles et appelées **spicules**. Les spicules sont produits par les cellules amoeboïdes, ils sont composés de carbonate de calcium ou de silice et présentent différentes formes (Figure 9.5). Certaines éponges ont un squelette de nature chimique différente, fait de **spongine** (une protéine fibreuse à base de collagène). L'éponge du commerce est préparée à partir d'une éponge à spongine, lavée, battue jusqu'à ce que les cellules soient éliminées, puis séchée. La nature du squelette est un caractère important pris en compte dans la taxonomie du phylum.

## Courants d'eau et formes du corps

La vie des éponges dépend des courants d'eau entraînés par les choanocytes. Ils apportent nourriture, oxygène et éliminent les déchets du métabolisme et de la digestion. Les modes de filtration et de circulation sont en relation avec la forme du corps. Les zoologistes ont décrit trois types de formes.

La forme la plus simple et la moins commune est le type **ascon** (Figure 9.6*a*). Les éponges de ce type ont la forme d'un vase. Les ostia sont les ouvertures des porocytes et débouchent directement dans une chambre appelée spongocoele. Les choanocytes limitent le spongocoele, et les mouvements de leur flagelle créent l'appel d'eau à partir des ostia. L'eau quitte l'éponge au niveau de l'oscule, ouverture unique et élargie à l'apex de l'éponge.

Dans le type **sycon**, la paroi de l'éponge est plissée (Figure 9.6*b*). L'eau pénètre au niveau des pores dermiques, lesquels sont les ouvertures des invaginations de la paroi appelées canaux d'entrée. Des pores dans la paroi connectent les canaux d'entrée à des canaux radiaires qui conduisent l'eau au spongocoele. Les choanocytes tapissent les canaux radiaires (plutôt que le spongocoele). Le battement des flagelles entraîne l'eau au travers des canaux d'entrée et

Oscule
Spicule
Choanocyte
Spongocoele
Porocyte
Cellule amoeboïde
Mésohyle
Pinacocyte
Ostium
(a)
Vacuole nutritive
Particule alimentaire piégée
Flagelle
Collerette
Courant d'eau
(b)

**FIGURE 9.4**

**Morphologie d'une éponge simple.** (*a*) Dans cet exemple, les pinacocytes forment la limite externe du corps et les cellules mésenchymateuses ainsi que les spicules sont dans le mésohyle. Les porocytes qui s'étendent sur toute la hauteur de la paroi forment les ostia. (*b*) Les choanocytes sont des cellules pourvues d'un flagelle entouré par une collerette de microvillosités qui piège les particules alimentaires. La nourriture est entraînée vers la base de la collerette où elle est incorporée dans une vacuole nutritive et transférée à des cellules mésenchymateuses amoeboïdes où se déroule la digestion. Les flèches bleues représentent les courants d'eau. La flèche marron montre le chemin emprunté par les particules alimentaires piégées.

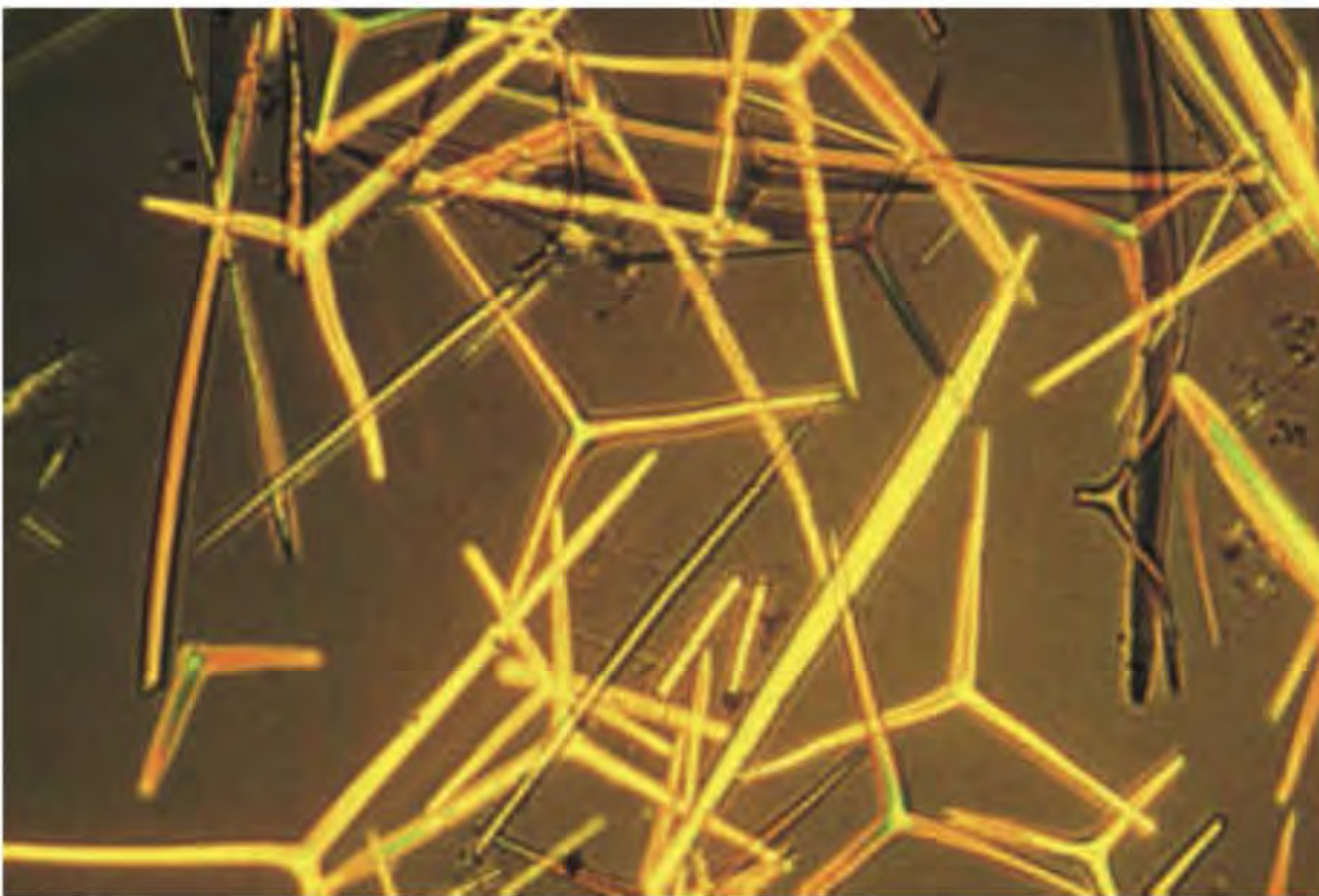


**FIGURE 9.5**

**Spicules d'éponge.** Photomicrographie de différents types de spicules des éponges (× 150).

des canaux radiaires, via les ostia jusqu'au spongocoele avec sortie au niveau de l'oscule.

Les éponges de type **Leucon** ont un système de canaux très ramifié (Figure 9.6*c*). L'eau entre au niveau des ostia, se déplace dans les canaux d'entrée très ramifiés qui conduisent à des chambres tapissées de choanocytes et emprunte les canaux de sortie. Le développement des chambres et des canaux a pour conséquence la disparition du spongocoele et, souvent, la présence de plusieurs orifices de sortie (oscules).

Chez les éponges complexes, l'augmentation de la surface occupée par les choanocytes amplifie le volume d'eau en mouvement et optimise les capacités de filtration. Bien que les chemins évolutifs suivis dans le phylum sont compliqués et incomplètement décrits, la plupart converge vers le type leucon.

## Fonctions de maintenance

Les éponges se nourrissent de particules dont la taille varie de 0,1 à 50 microns. Ce sont des bactéries, des algues microscopiques, des protistes et d'autre matière organique en suspension. Les proies sont lentement acheminées dans l'éponge et consommées. Les grandes populations d'éponges jouent un rôle important en réduisant la turbidité des eaux côtières. Une seule éponge de type leucon, de 1 cm de diamètre et 10 cm de haut peut filtrer jusqu'à 20 litres d'eau par jour ! Quelques éponges sont carnivores. Ces éponges qui vivent en profondeur (*Asbestopluma)* capturent de petits crustacés au moyen de filaments recouverts de spicules.

Les choanocytes filtrent de petites particules alimentaires en suspension. L'eau traverse la collerette de bas en haut. Les particules sont retenues, se déplacent le long des microvillosités jusqu'à la base de la collerette où elles sont incorporées dans une vacuole digestive (*voir Figure 9.4b*). La digestion est assurée par des enzymes lysosomiales et s'accompagne de variations dans le pH. La nourriture partiellement digérée est transférée à des cellules amoeboïdes qui les distribuent à d'autres cellules.



## Que savons-nous sur les moyens de défense des éponges ?

Les animaux à corps mou ainsi que les animaux sessiles devraient être plus particulièrement vulnérables face à la prédation. Ceci n'est pas entièrement vrai. Les études portant sur les réponses des poissons prédateurs aux métabolites produits par les éponges ont montré que beaucoup d'éponges possèdent un mécanisme de défense chimique élaboré, considéré comme un véritable succès évolutif. D'autres études ont montré que des extraits bruts de différentes éponges dissuadent la prédation de certaines espèces d'étoiles de mer et des bernard-l'ermite ou pagures. Les spicules et la spongine ont été longtemps suspectés de représenter des moyens de défense contre certains prédateurs. C'est confirmé pour certaines espèces mais pas pour d'autres. Les chercheurs avaient donc conclu que les éléments squelettiques n'assuraient qu'une défense limitée. D'autres ont trouvé que des fragments d'éponge fixés et mis en présence de prédateurs augmentaient leur production de spicules, ce qui, pouvait être considéré comme un possible mécanisme de défense.

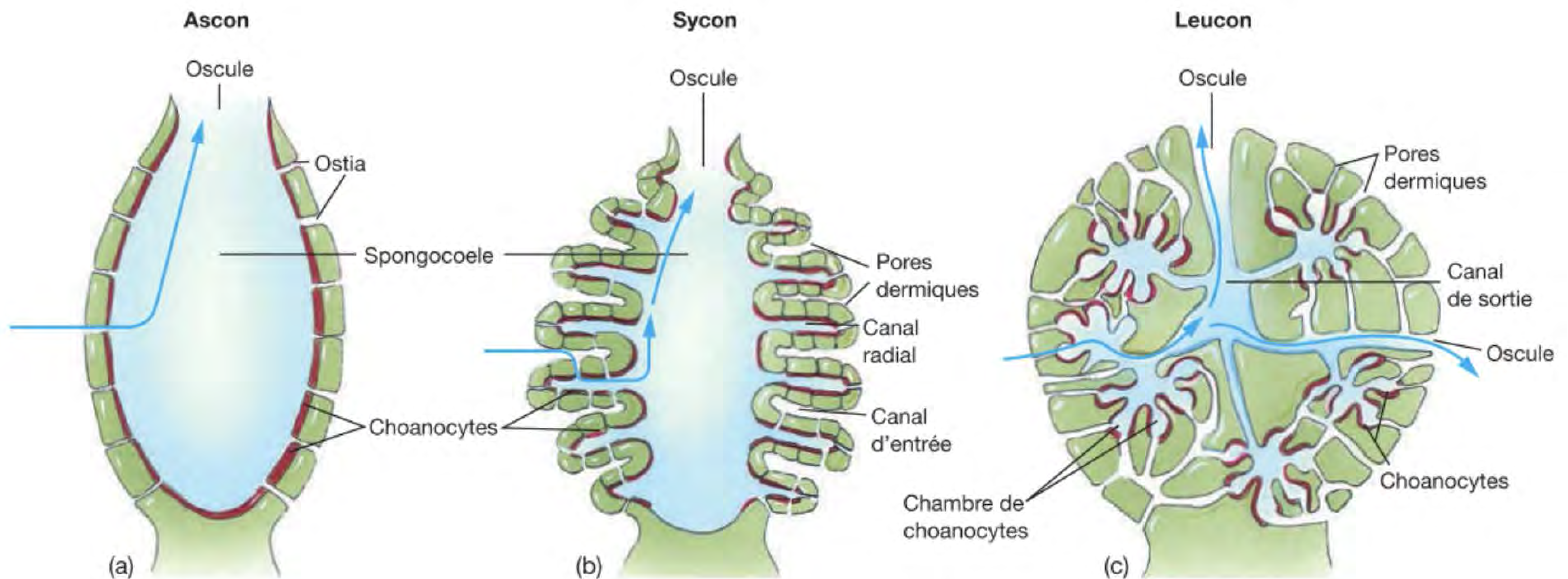



**FIGURE 9.6**

**Formes du corps des éponges.** (*a*) Une éponge ascon. Les choanocytes limitent le spongocoele. (*b*) Une éponge sycon. La paroi du corps est plissée. Les choanocytes bordent les canaux radiaux qui s'ouvrent dans le spongocoele. (*c*) Une éponge leucon. Le développement des canaux et des chambres entraîne la disparition du spongocoele en tant que chambre distincte. De nombreux oscules sont fréquemment présents. Les flèches bleues montrent la direction du courant d'eau.

La filtration n'est pas le seul mode de nutrition. Les pinacocytes qui limitent les courants d'entrée peuvent phagocyter des particules alimentaires de grande taille (plus de 50 microns). Les éponges peuvent aussi absorber par transport actif les nutriments dissous dans l'eau de mer.

Les ramifications des systèmes de canaux et la circulation de volumes d'eau importants font que toutes les cellules sont pratiquement en contact avec l'eau. L'évacuation des déchets azotés (principalement l'ammoniac) et les échanges gazeux se font par diffusion.

Les éponges n'ont pas de cellules nerveuses pour coordonner les différentes fonctions. La plupart des réactions sont des réponses individuelles des cellules à un stimulus. Par exemple, dans certaines éponges, le débit de la circulation est minimal au lever du soleil et maximal juste avant le coucher parce que la lumière inhibe la constriction des porocytes et d'autres cellules entourant les ostia, maintenant les canaux d'entrée ouverts. D'autres réactions, toutefois, suggèrent la possibilité de communication entre les cellules. Par exemple le débit circulatoire peut soudainement chuter sans cause extérieure apparente. La réaction peut être due aux choanocytes qui cessent plus ou moins simultanément leur activité, ce qui implique une forme de communication interne. Sa nature ou son support est inconnu. Une transmission de signaux chimiques par les cellules amoeboïdes et des mouvements ioniques au niveau des surfaces cellulaires sont des mécanismes de contrôle possibles.

## Reproduction

La plupart des éponges sont monoïques (les deux sexes sur le même individu) (N. d. T. hermaphrodites) mais généralement ne s'autofécondent pas car les ovules et les spermatozoïdes ne sont pas produits en même temps. Certains choanocytes perdent collerette et flagelle, entrent en méiose et produisent des spermatozoïdes flagellés. D'autres (des cellules amoeboïdes chez quelques éponges) forment des ovules. Les gamètes sortent par les oscules. La fécondation se

déroule dans l'eau environnante ; le développement produit des larves planctoniques. Quelques éponges retiennent les ovules dans le mésohyle. Ils sont fécondés par les spermatozoïdes produits par un autre parent et amenés par le courant d'eau. Ces derniers sont capturés par les choanocytes et incorporés dans une vacuole. Les choanocytes perdent collerette et flagelle, deviennent amoeboïdes et transportent les spermatozoïdes vers les ovules (N. d. T. ces choanocytes modifiés portent le nom de cellules charriantes).

Chez certaines éponges les premières étapes du développement se déroulent dans le mésohyle. Le clivage de l'œuf aboutit à un stade larvaire flagellé. (Une **larve** est un stade immature qui subit un changement radical de structure avant d'acquérir la forme adulte définitive). La larve est libérée et le courant d'eau la transporte hors de l'organisme parental. Après une brève période de vie libre (pas plus de deux jours), elle se fixe au substrat et se métamorphose (Figure 9.7*a*, *b*).

La reproduction asexuée des éponges d'eau douce et de quelques éponges marines implique la formation de capsules résistantes appelées **gemmules**, renfermant des cellules amoeboïdes. En hiver, l'éponge parentale qui va disparaître libère les gemmules qui survivent au froid et au dessèchement (Figure 9.7*c*, *d*). Au printemps, lorsque les conditions redeviennent favorables, les cellules amoeboïdes s'échappent par le micropyle et reconstituent une éponge.

Certaines éponges ont une remarquable faculté de régénération. Des portions isolées par amputation ou cassure régénèrent autant d'individus nouveaux.

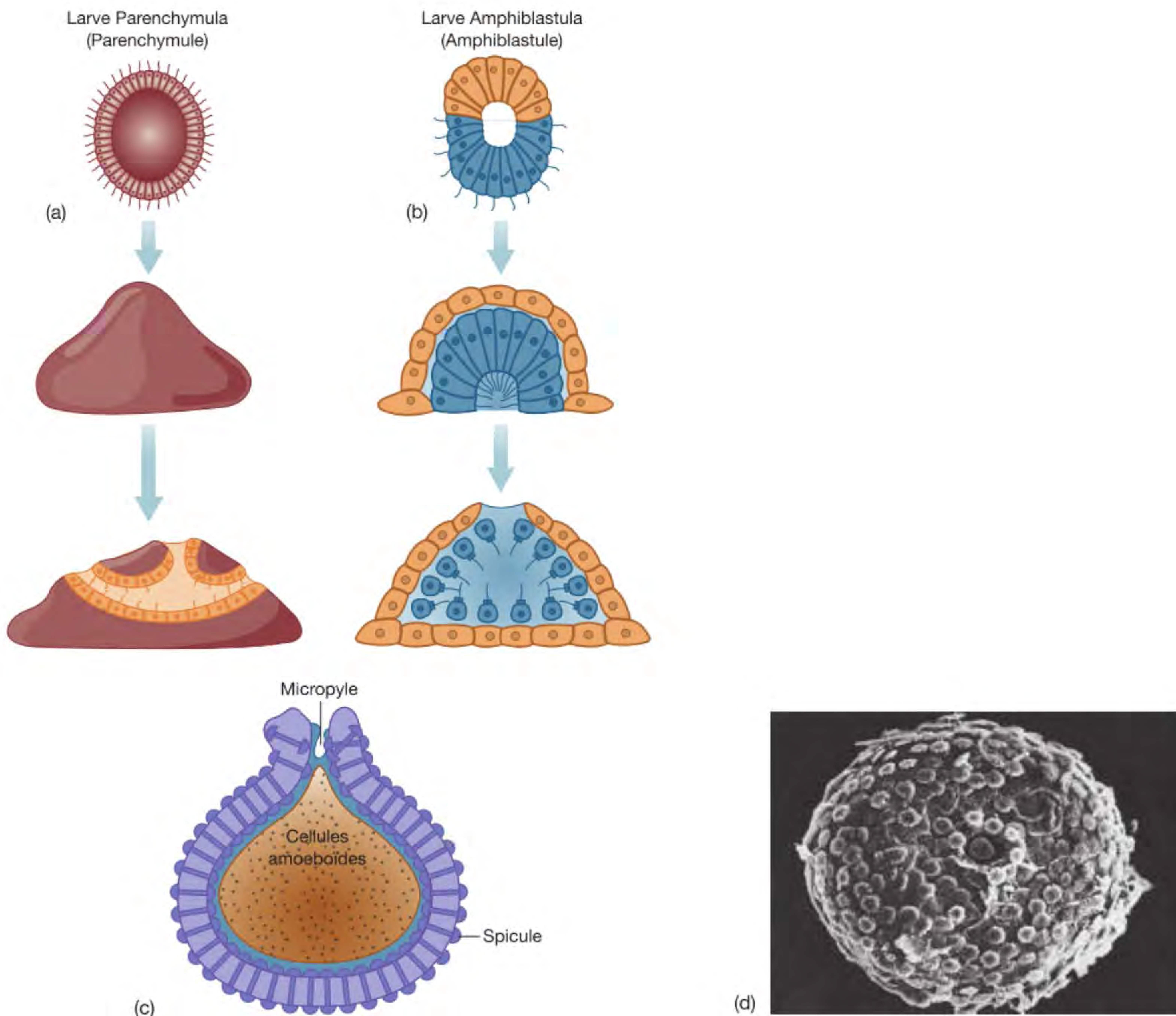



**FIGURE 9.7**

**Développement et stades larvaires des éponges.** (*a*) La plupart des éponges ont une larve parenchymula (0,2 mm). Elle est en grande partie recouverte par des cellules aplaties ciliées. Une fois que les larves tombent et s'attachent au substrat, les cellules perdent leur ciliature, se déplacent à l'intérieur et se transforment en choanocytes. Des cellules de la masse interne migrent à la périphérie et forment des pinacocytes. (*b*) Certaines éponges ont une larve amphiblastula (0,2 mm), qui est creuse et dont une moitié est limitée par des cellules ciliées. Après dépôt sur le substrat, les cellules ciliées s'invaginent à l'intérieur de la larve et forment les choanocytes. Les cellules non ciliées les recouvrent et constituent les pinacocytes. (*c*) Les gemmules (0,9 mm) sont des capsules résistantes qui contiennent une masse de cellules amoeboïdes. Les gemmules sont libérées par le parent qui meurt (en hiver) et les cellules amoeboïdes reconstituent une nouvelle éponge lorsque les conditions redeviennent favorables. (*d*) Microphotographie d'une gemmule de l'éponge d'eau douce *Dosilia brouni* observée au microscope électronique à balayage. Elle a un diamètre de 0,5 mm, est recouverte d'une coque de spicules et de spongine.

### Synthèse de la section 9.2

Les éponges font partie du phylum des Porifères. Leur corps comprend une paroi avec pinacocytes, cellules mésenchymateuses et choanocytes organisée autour d'une cavité centrale ou de chambres ramifiées. Les choanocytes créent les courants d'eau qui traversent l'animal et capturent les particules alimentaires en suspension. Les grandes éponges ont un système de canaux ramifiés qui optimise la capacité de filtration des choanocytes et la met en adéquation avec les besoins qu'exige un corps de grande taille. Des stades larvaires ciliés sont produits par la plupart des éponges.

***Les éponges renferment des types cellulaires spécialisés qui coopèrent et assurent une division du travail. Pourquoi ne peut-on pas parler d'organisation de niveau tissulaire ?***

## 9.3 Phylum des Cnidaires

### Compétences à acquérir

1. Décrire les caractéristiques des membres du phylum des Cnidaires.
2. Expliquer comment la paroi diploblastique des membres de ce phylum assure support et locomotion.
3. Comparer l'histoire de vie d'un hydrozoaire comme *Obelia* à celle d'un anthozoaire comme *Metridium*.

Les membres du phylum des Cnidaires (Gr. *knide*, aiguille) ont une symétrie radiaire (radiale) ou biradiaire (biradiale). La symétrie biradiale est une symétrie radiale modifiée dans laquelle un seul plan, passant par l'axe central, divise l'animal en images en miroir. Il dépend de la présence d'une structure simple ou paire chez un animal fondamentalement radiaire et diffère de la symétrie bilatérale par le fait que des surfaces dorsale et ventrale ne sont pas différenciées. Les animaux à symétrie radiaire n'ont pas d'extrémités antérieure et postérieure. Les termes utilisés pour définir la direction font référence à la position de la bouche. L'extrémité de l'animal qui contient la bouche est l'extrémité orale, l'extrémité opposée est dite aborale. La symétrie radiale est avantageuse pour les animaux sédentaires car les récepteurs sensoriels sont distribués tout autour du corps. Ces organismes répondent donc à des stimuli en provenance de toutes les directions.

Les Cnidaires comprennent environ 9 000 espèces, la plupart marines et sont importants dans les écosystèmes des récifs coralliens (Tableau 9.2).

Les caractéristiques de ce phylum sont les suivantes :

1. Symétrie radiaire ou symétrie biradiaire
2. Diplobastique avec organisation de niveau tissulaire
3. Mésoglée de consistance gélatineuse entre couches tissulaires épidermique et gastrodermique
4. Cavité gastrovasculaire
5. Cellules nerveuses agencées en réseau nerveux
6. Cellules spécialisées appelées cnidocytes utilisées pour la défense, la prise de nourriture et l'attachement

### Tableau 9.2 Classification des Cnidaires

**Phylum des Cnidaires**
Symétrie radiale ou biradiale, organisation diploblastique, cavité gastrovasculaire et cnidocytes. Plus de 9 000 espèces.

**Classe des Hydrozoaires**
Cnidocytes présents dans l'épiderme ; gamètes d'origine ectodermique et toujours émis à l'extérieur du corps ; mésoglée en grande partie acellulaire ; méduses généralement pourvues d'un velum ; beaucoup de formes coloniales ; principalement marins, mais quelques espèces d'eau douce. *Hydra*, *Obelia*, *Gonionemus*, *Physalia*.

**Classe des Scyphozoaires**
Phase méduse prédominante dans le cycle de vie ; polype petit ; gamètes d'origine gastrodermique et libérés dans la cavité gastrovasculaire ; cnidocytes présents dans le gastroderme et l'épiderme ; méduse dépourvue de vélum ; mésoglée avec cellules mésenchymateuses errantes d'origine épidermique, marins. *Aurelia*.

**Classe des Staurozoaires**
Méduses absentes ; développement à partir de larves planula benthiques ; huit tentacules entourant la bouche ; fixation au substratum par un disque adhésif ; reproduction sexuée uniquement ; marins. *Haliclystis*.

**Classe des Cubozoaires**
Phase méduse prédominante dans le cycle de vie ; polype petit ; gamètes d'origine gastrodermique ; méduse cuboïdale avec tentacules qui pendent à chaque coin de l'ombrelle ; marins. *Chironex*.

**Classe des Anthozoaires**
Polypes coloniaux ou solitaires ; méduses absentes ; cnidocytes présents dans le gastroderme ; cnidocils absents ; gamètes d'origine gastrodermique ; cavité gastrovasculaire divisée par des mésentères qui portent des nématocystes ; symétrie interne biradiale ou bilatérale ; mésoglée avec cellules errantes mésenchymateuses ; tentacules pleins ; marins. Anémones et coraux. *Metridium*.

### La paroi du corps et les nématocystes

Les cnidaires ont une organisation diploblastique de niveau tissulaire (*voir Figure 7.10*). Les cellules s'organisent en tissus, supports de fonctions spécifiques et toutes les cellules dérivent de deux feuillets embryonnaires. L'ectoderme de l'embryon donne la couche externe de la paroi du corps ou **épiderme**, la couche interne ou **gastroderme** dérive de l'endoderme (Figure 9.8). Les cellules de l'épiderme et du gastroderme se différencient en nombreux types cellulaires spécialisés dans la protection, la capture de la nourriture, la coordination, le mouvement, la digestion et l'absorption. La couche gélatineuse disposée entre l'épiderme et le gastroderme porte le nom de **mésoglée**. Des cellules sont présentes dans la couche moyenne de quelques cnidaires, elles proviennent de l'un ou de l'autre feuillet.

Un type cellulaire est caractéristique du phylum. Ce sont les cnidocytes présents dans l'épiderme et dans le gastroderme. Ils différencient des cnidies, structures impliquées dans l'attachement, la défense et la nutrition. Une cnidie est une capsule intracellulaire, remplie de liquide, enfermant un tube creux enroulé en spirale (Figure 9.9). La capsule est fermée par un opercule. Le cnidocyte porte généralement un cil modifié, le cnidocil. Sa stimulation entraîne le soulèvement de l'opercule et la décharge du tube enroulé – comme on retournerait la manche d'un pull introversée.

Les zoologistes ont décrit près de 30 sortes de cnidies. Les **nématocystes** sont un type de cnidie mis en jeu dans la capture de

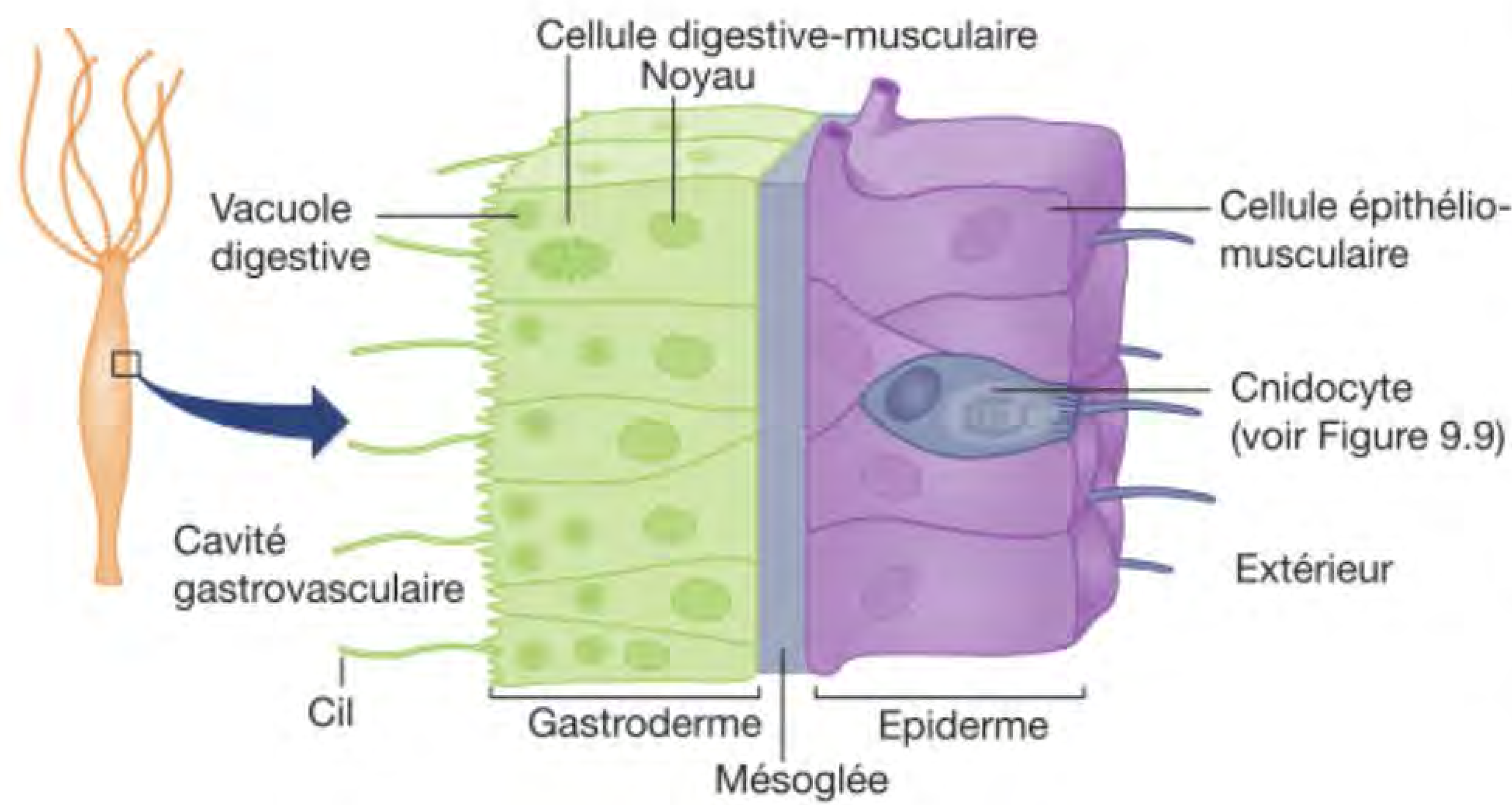



**FIGURE 9.8**

**Paroi du corps d'un Cnidaire (*Hydra*).** Les cnidaires sont diploblastiques (deux feuillets tissulaires). L'épiderme dérive embryologiquement de l'ectoderme et le gastroderme de l'endoderme. Entre les deux couches cellulaires se situe la mésoglée. La mésoglée est normalement acellulaire chez les Hydrozoaires mais contient des cellules errantes mésenchymateuses chez les représentants des autres classes. Chez les Hydrozoaires, les cnidocytes ne sont présents que dans l'épiderme. Chez les autres classes ils se situent à la fois dans l'épiderme et l'endoderme.

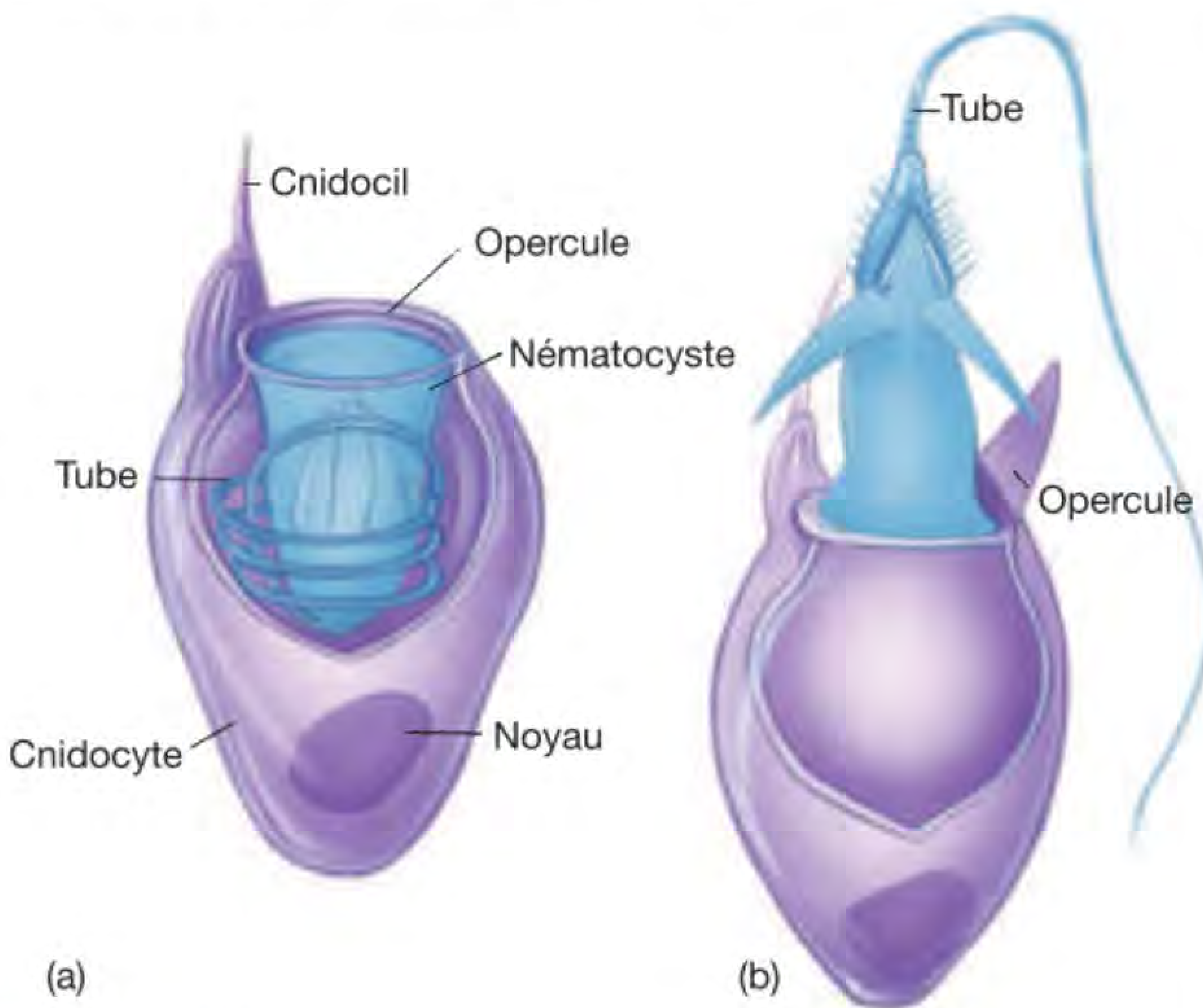



**FIGURE 9.9**

**Structure du cnidocyte et décharge du nématocyste.** (*a*) Un nématocyste est un type de cnidie qui se développe dans une capsule du cnidocyte. La capsule est coiffée par un opercule qui est déplacé lors de la décharge du nématocyste. Le cnidocil est un déclencheur responsable de la décharge. (*b*) Un nématocyste déchargé. Quand le cnidocil est stimulé, une entrée brutale d'eau (par osmose) provoque l'éversion du nématocyste, en premier près de sa base, puis le long du tube (filament urticant N. d. T.), de la base au sommet. Le tube sort en se retournant comme un doigt de gant et à très grande vitesse. Certains nématocystes sont armés de crochets dont les pointes sont dirigées en dedans. Lors de la décharge, les crochets sont externalisés, dirigés vers l'arrière et jouent le rôle de harpon. Ils maintiennent en place le tube fixé à la proie.

la nourriture et dans la défense. Ils se déchargent en un long tube armé d'épines qui pénètre dans la proie. Les épines sont creuses et libèrent des toxines paralysantes. D'autres cnidies ont des tubes inermes qui enveloppent la proie ou le substrat. D'autres cnidies encore ont des sécrétions collantes qui permettent l'ancrage de l'animal à son substrat. Six ou plus de six types différents de cnidies peuvent être présents chez un animal.

## Alternance de générations

La plupart des cnidaires se présentent sous deux formes (Figure 9.10). Le **polype** est généralement asexué et sessile. Il s'attache au substrat par son extrémité aborale, a un corps cylindrique appelé colonne et une bouche entourée de tentacules impliqués dans la capture de la nourriture. La **méduse** est la forme sexuée, dioïque, libre et nageuse. Elle a la forme d'une coupe renversée avec des tentacules qui pendent de ses bords. La bouche est en position centrale, s'ouvrant vers le bas et la méduse se déplace en nageant par des contractions légères de sa paroi. La mésoglée est plus abondante dans la forme méduse qui a une consistance gélatineuse. Quand le cycle de vie comprend les stades méduse et polype, on parle « d'alternance de générations ».

## Les fonctions de maintenance

Le gastroderme de tous les cnidaires limite une **cavité gastrovasculaire** aveugle. Elle assure la digestion, les échanges de gaz respiratoires et de déchets métaboliques et l'expulsion des gamètes. Nourriture, déchets de la digestion et stades de la reproduction entrent dans la cavité et la quittent par la bouche.

La nourriture de la plupart des cnidaires se compose de très petits crustacés mais certains se nourrissent de poissons de petite taille. Les nématocystes empêtrent et paralysent les proies. Les tentacules se raccourcissent suite à la contraction de certaines de leurs cellules et amènent la nourriture vers la bouche. Les sécrétions muqueuses et enzymatiques des cellules glandulaires du gastroderme entament la digestion et réduisent la nourriture en une sorte de bouillie. Certaines cellules gastrodermiques, appelées cellules musculaires nutritives, phagocytent la nourriture partiellement digérée, l'incorporent dans des vésicules digestives et complètent sa dégradation. Ces cellules renferment des myofibrilles disposées circulairement et leurs contractions péristaltiques contrôlent les mouvements de matière à l'intérieur de la cavité et hors de celle-ci. Des contractions annulaires qui se propagent dans la paroi refoulent vers la bouche le matériel non digéré qui est expulsé.

Le milieu aquatique environnant dans lequel ils flottent est le support sur lequel ils s'appuient. Un squelette hydrostatique intervient en plus dans le maintien et le mouvement. Un **squelette hydrostatique** est de l'eau ou un fluide corporel enfermé(e) dans une cavité sur lesquels les éléments contractiles de la paroi agissent (*voir Figure 23.10*). Chez les cnidaires la cavité gastrovasculaire remplie d'eau joue ce rôle. Les cellules épithéliomusculaires de la paroi sont les éléments contractiles mis en jeu. Quand un polype ferme la bouche (pour éviter la fuite de l'eau) et contracte les cellules épithéliomusculaires longitudinales situées sur un côté du corps, il se courbe de ce côté. Si ces cellules se contractent alors que la bouche est ouverte, l'eau s'échappe et le polype collapse. La mise en activité de cellules épithéliomusculaires circulaires provoque la contraction d'une partie du corps et, si la bouche est fermée, la compression de la cavité gastrovasculaire déplace l'eau et le polype s'allonge.

Les polypes exploitent différents modes de locomotion. Ils peuvent culbuter de la base aux tentacules puis des tentacules à la base ou arpenter à la manière d'une chenille utilisant leur base et leurs tentacules comme points d'attache. Ils peuvent aussi glisser très lentement le long du substrat demeurant attachés par leur base ou marcher avec leurs tentacules.

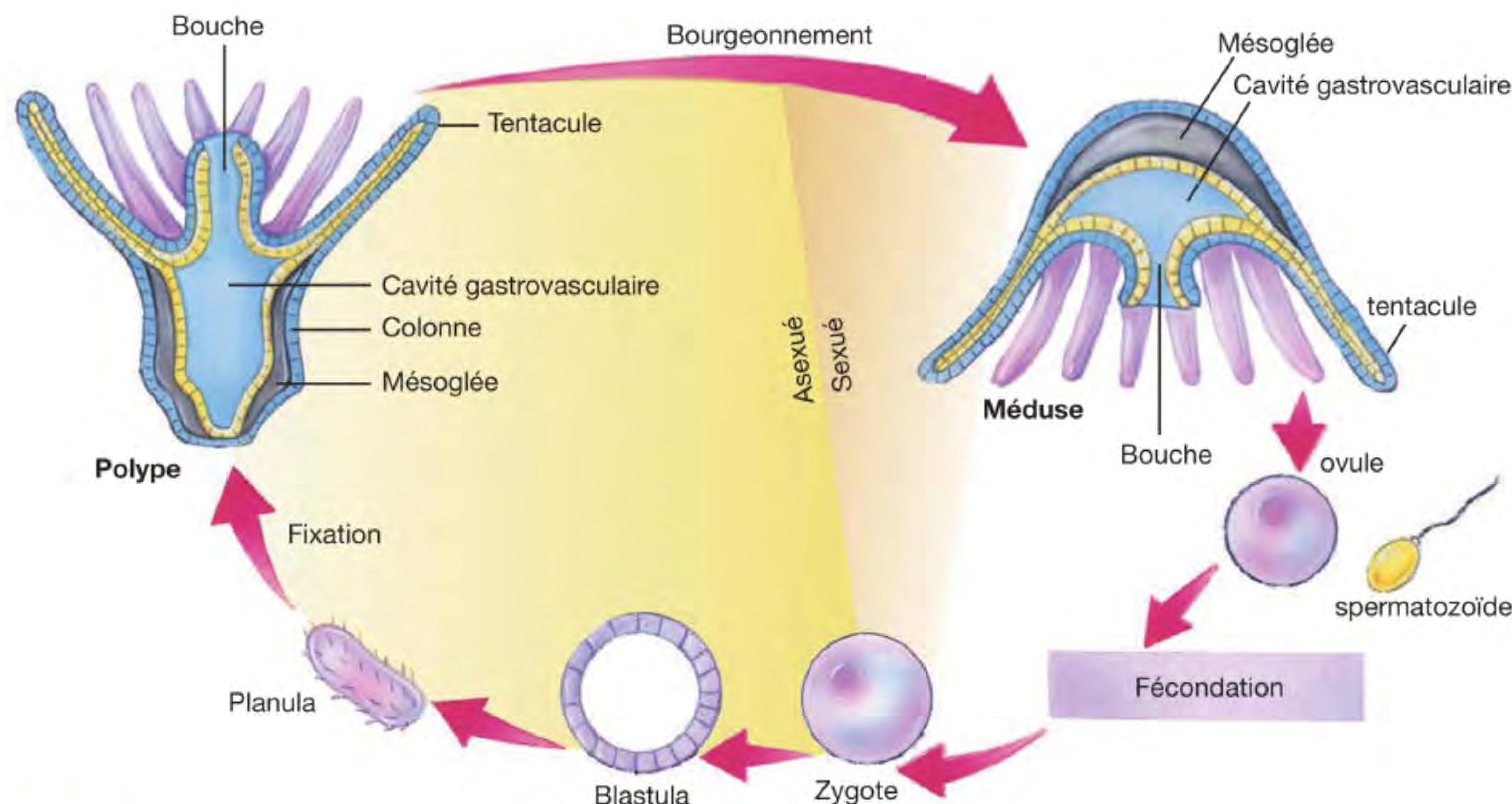



**FIGURE 9.10**

**Cycle de vie d'un Cnidaire.** La figure montre l'alternance des formes méduse et polype. Les méduses dioïques produisent des gamètes qui sont libérés dans l'eau où se déroule la fécondation. Au cours de la phase précoce du développement une larve ciliée planula se différencie. Après une courte vie libre et nageuse, la planula tombe sur le substrat et développe un polype. Le bourgeonnement du polype produit des polypes additionnels et des bourgeons médusaires. Les méduses se détachent du polype et s'éloignent en nageant. La phase polype ou méduse de beaucoup d'espèces est perdue ou réduite et les stades sexué et asexué sont incorporés dans l'une des deux formes du corps.

Les méduses se déplacent en nageant ou flottant. Les courants de l'eau et le vent sont responsables des déplacements horizontaux. Les mouvements verticaux se font par nage. Les contractions des cellules épithéliomusculaires circulaires et radiales provoquent des pulsations rythmiques de l'ombrelle qui repoussent l'eau et propulsent la méduse.

Les cellules nerveuses des cnidaires sont, depuis des années, d'un grand intérêt pour les zoologistes parce que ce sont les éléments du système nerveux le plus primitif du règne animal (*voir Figure 24.7a*). Leur étude doit apporter des informations sur l'évolution de ce système au sein des animaux. Ces cellules sont localisées sous l'épiderme, proches de la mésoglée et s'interconnectent en un réseau nerveux bidimensionnel. Ce réseau conduit les impulsions nerveuses dans tout le corps à partir d'un point de stimulation localisé. L'étendue de l'impulsion est fonction de l'intensité du stimulus d'excitation. Par exemple, une excitation de faible intensité portée sur un tentacule entraîne la rétraction de ce dernier alors que le polype entier se rétracte si elle est forte.

Les structures sensorielles sont réparties sur tout le corps et comprennent des récepteurs sensibles au toucher et aux substances chimiques. Des récepteurs spécialisés occupent des sites spécifiques sur un polype ou une méduse.

Le rapport surface/volume étant élevé toutes les cellules sont proches de la surface et les échanges d'oxygène, de dioxyde de carbone et d'azote se font par diffusion.

## Reproduction

La plupart des cnidaires sont dioïques. Les spermatozoïdes et les ovules sont libérés dans la cavité gastrovasculaire ou à l'extérieur. Dans quelques cas les ovules sont retenus jusqu'à la fécondation.

Le stade blastula se forme rapidement et une immigration de cellules, de la surface vers l'intérieur, met en place le feuillet interne. L'embryon s'allonge et se transforme en une larve libre et nageuse appelée **Planula**. La planula se fixe au substrat, l'orifice buccal se perce, la cavité gastrovasculaire se forme et le jeune polype se développe (*voir figure 9.10*).

Les méduses naissent par bourgeonnement d'un polype et des polypes peuvent se former par bourgeonnement d'autres polypes. Les bourgeons se détachent du polype ou restent attachés au parent et édifient des colonies. Des variations de ce schéma de base sont proposées et discutées dans le survol des classes de cnidaires qui suit.

## Classe des hydrozoaires

Les hydrozoaires sont des cnidaires de petite taille, assez communs. Ce sont des organismes majoritairement marins, c'est la seule classe dont certains membres vivent dans les eaux douces. La plupart des hydrozoaires ont un cycle de vie avec alternance de générations mais, chez certains, le stade méduse est perdu et, chez d'autres, le stade polype est très petit.

Trois caractères distinguent les hydrozoaires des autres cnidaires : (1) les nématocystes ne sont présents que dans l'épiderme ; (2) les gamètes sont d'origine épidermique et libérés dans le milieu plutôt que dans la cavité gastrovasculaire ; et (3) la mésoglée est généralement acellulaire (*voir Tableau 9.2*).

Beaucoup d'hydrozoaires sont des colonies de polypes dans lesquelles les individus sont spécialisés pour la nutrition, la production de méduses par bourgeonnement ou pour la défense. Chez *Obelia*, un cnidaire marin commun, la planula se développe en un polype nourricier appelé **gastrozooide** ou hydrante (Figure 9.11). Le gastrozooide a des tentacules, se nourrit d'organismes microscopiques

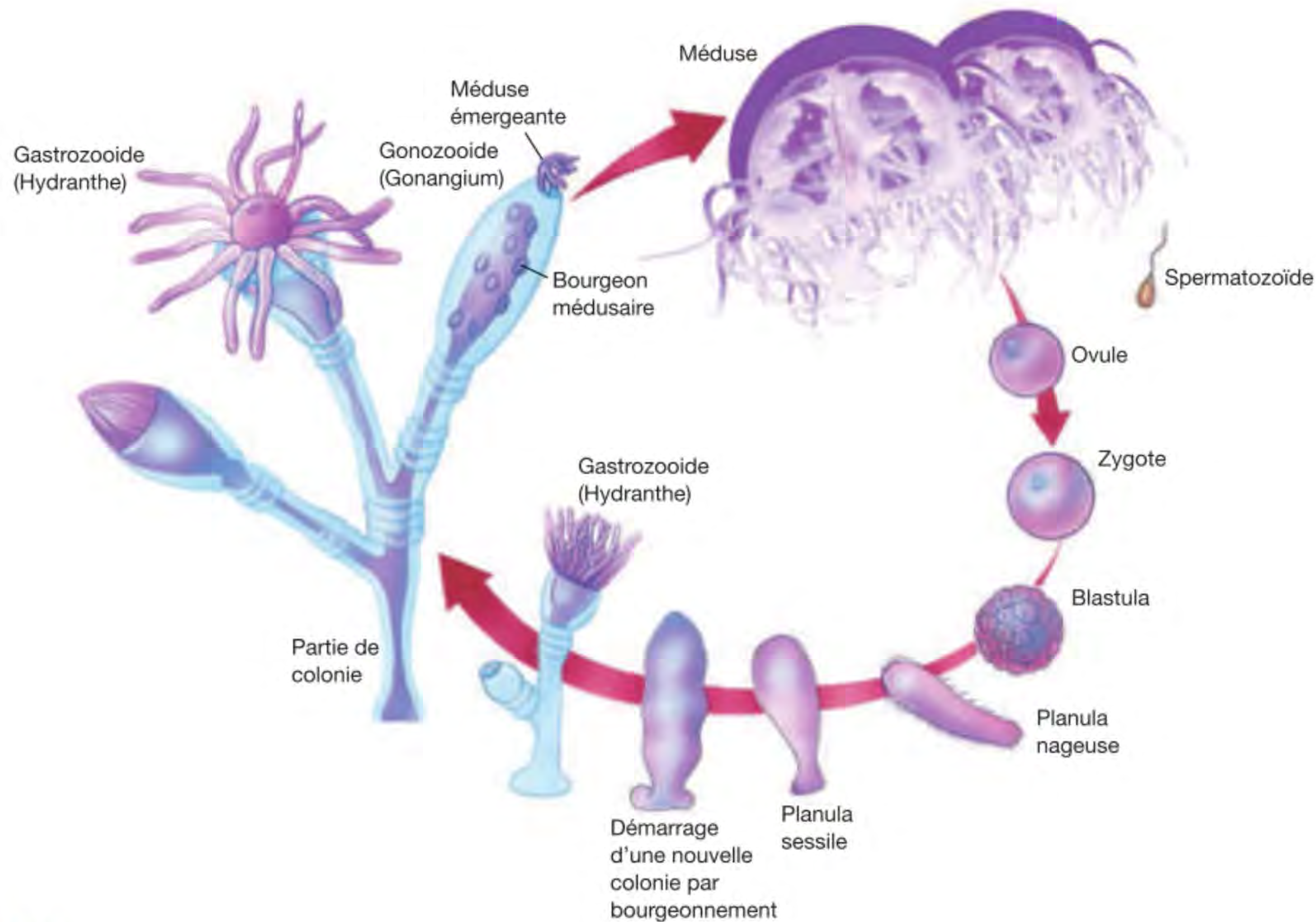



**FIGURE 9.11**

**Structure et cycle de vie de *Obelia*.** Les phases polype et méduse alternent. Une colonie entière, dressée, a une hauteur d'environ 1 cm. Une méduse mature a 1 mm de diamètre environ et une planula 0,2 mm de long. Contrairement à *Obelia*, les formes méduses de la majorité des colonies d'hydrozoaires restent attachées à la colonie parentale et libèrent les gamètes ou les stades larvaires au travers du gonozoïde. Les méduses souvent dégénèrent et ne sont pas plus que des spécialisations gonadiques du gonozoïde.

en suspension dans l'eau, et sécrète un squelette organique, fait de protéine et de chitine ou périsarc.

La croissance de la colonie d'*Obelia* résulte d'un bourgeonnement du gastrozooide initial. Des processus racinaires poussent verticalement et horizontalement dans le substrat. Ils assurent l'ancrage solide de la colonie en formation. La colonie, de quelques centimètres de haut, a une cavité gastrovasculaire et une paroi continues. Les gastrozooides sont les polypes les plus nombreux mais des gonozooides s'individualisent également. Un **gonozooide** ou gonangium est un polype reproducteur qui produit des méduses par bourgeonnement. Les petites méduses de *Obelia* se forment à partir d'une structure pédonculée du gonozooide. Une fois matures les méduses différenciées se détachent et sortent par une ouverture ménagée à l'extrémité du gonozooide. Les méduses produisent et disséminent les gamètes.

*Gonionemus* est un hydrozoaire à forme méduse prédominante. Il vit dans les eaux marines peu profondes collé aux algues par des ventouses adhésives. La biologie de *Gonionemus* est typique des méduses d'hydrozoaires. Les bords des méduses de *Gonionemus* se projettent à l'intérieur et forment un plateau, un diaphragme musculaire ou velum. Le velum caractérise d'une façon générale les méduses d'hydrozoaires mais est absent dans toutes les autres classes de cnidaires. Le velum expulse l'eau par un petit orifice et crée un système de propulsion par jet. La bouche est à l'extrémité d'un **manubrium** en forme de tube qui pend de la surface orale de la méduse. La cavité gastrovasculaire débute dans le manubrium et se divise en quatre canaux radiaires qui se prolongent jusqu'au bord marginal de la méduse. À ce niveau un canal annulaire connecte leurs extrémités (Figure 9.12*b*).

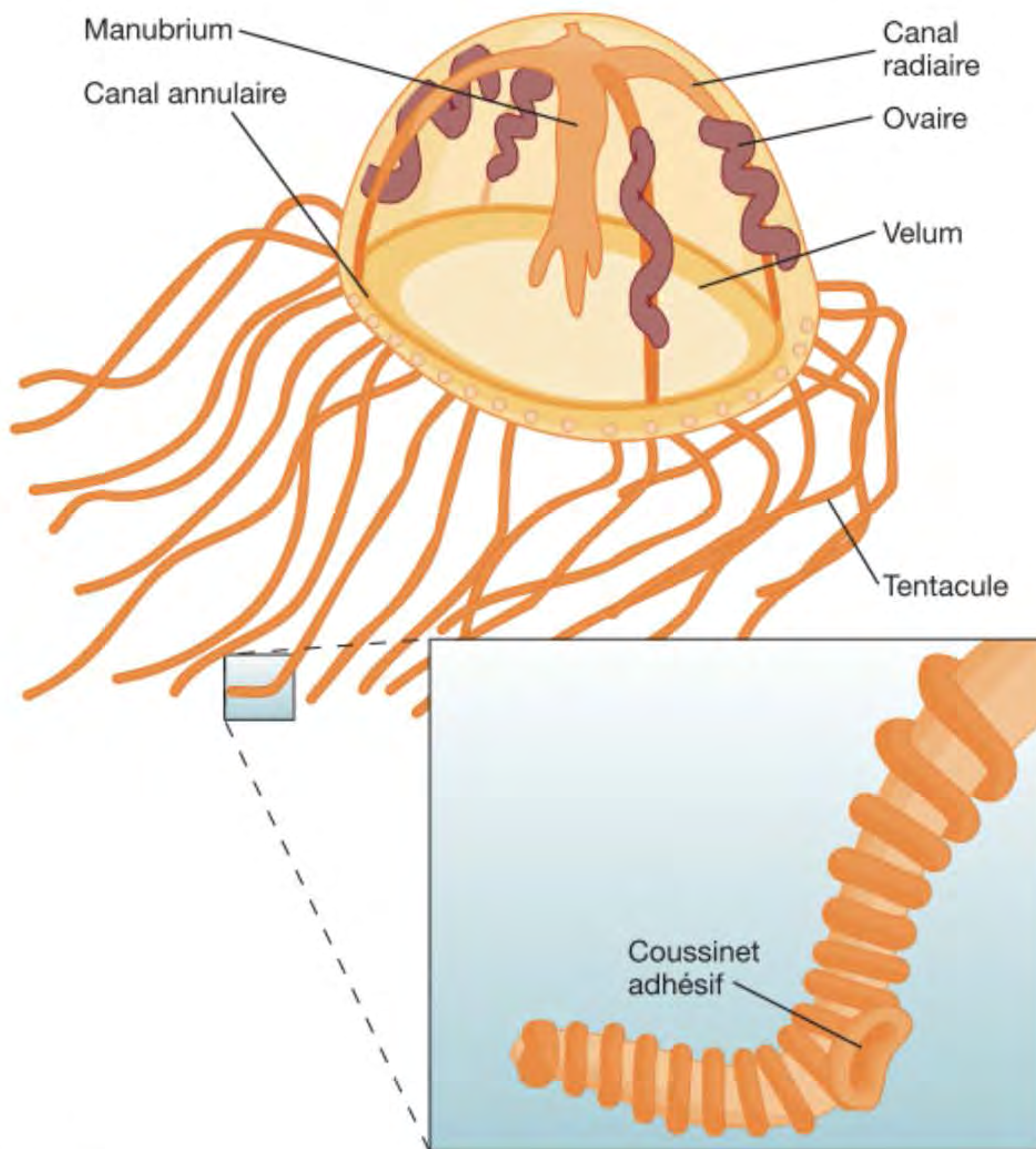
Les cellules nerveuses s'agencent en réseau mais se concentrent également en un anneau (nerf annulaire) qui encercle le bord marginal de la méduse. Cet anneau coordonne les mouvements de nage. Des structures sensorielles appelées statocystes sont implantées dans la mésoglée périphérique. Un **statocyste** est un petit sac qui renferme une concrétion de carbonate de calcium appelée statolithe. Quand la méduse s'incline, le statolithe se déplace. Cela provoque des impulsions nerveuses qui entraînent un changement dans le comportement de nage.

Les gonades de *Gonionemus* pendent de la surface orale, sous les canaux radiaires. *Gonionemus* est doïque et déverse directement les gamètes dans l'eau de mer. La larve planula s'attache au substrat, se différencie en polype de petite taille (à peu près 5 mm). Le polype se reproduit par bourgeonnement et forme des polypes et des méduses.

*Hydra* est un hydrozoaire commun d'eau douce accroché à la face inférieure des plantes de ruisseaux ou de mares. Son cycle de vie n'a pas de stade méduse. Il se reproduit à la fois de façon asexuée par bourgeonnement sur le côté et par voie sexuée. Les hydres sont des hydrozoaires particuliers dans le sens où la reproduction sexuée intervient au stade polype. Les testicules sont des bombements côniques de la surface qui se forment par divisions mitotiques de certaines cellules épidermiques, appelées cellules interstitielles. Les spermatozoïdes sont issus de la méiose. Le sperme mature s'échappe par des ouvertures temporaires de la gonade. Les ovaires se développent également à partir des cellules interstitielles. Un ovule de



(a)




(b)

**FIGURE 9.12**

**Une méduse d'hydrozoaire.** (*a*) Une méduse de *Gonionemus*. (*b*) Structure de *Gonionemus*.

grande taille se différencie dans l'ovaire. Le vitellus incorporé est fourni par les cellules gastrodermales. Quand les cellules de l'ovaire se dispersent un fin pédoncule attache l'ovule à la paroi du corps. Après fécondation et au cours des premières étapes du développement, des cellules épithéliales déposent une coque chitineuse résistante. L'embryon tombe du parent, passe l'hiver, éclôt au printemps et se développe en un adulte.

Les grands hydrozoaires océaniques appartiennent à l'ordre des siphonophores. Les colonies sont des associations d'individus polypoïdes et médusoïdes. Quelques polypes, appelés dactylozooides, sont pourvus d'un long tentacule (plus de 9 mètres) armé de cnidocytes pour la capture des proies. D'autres polypes sont spécialisés dans leur digestion. Les individus médusoïdes sont variés et forment des cloches natatoires, des sacs flottants, des flotteurs à gouttelettes d'huile, des structures défensives foliacées et des gonades.



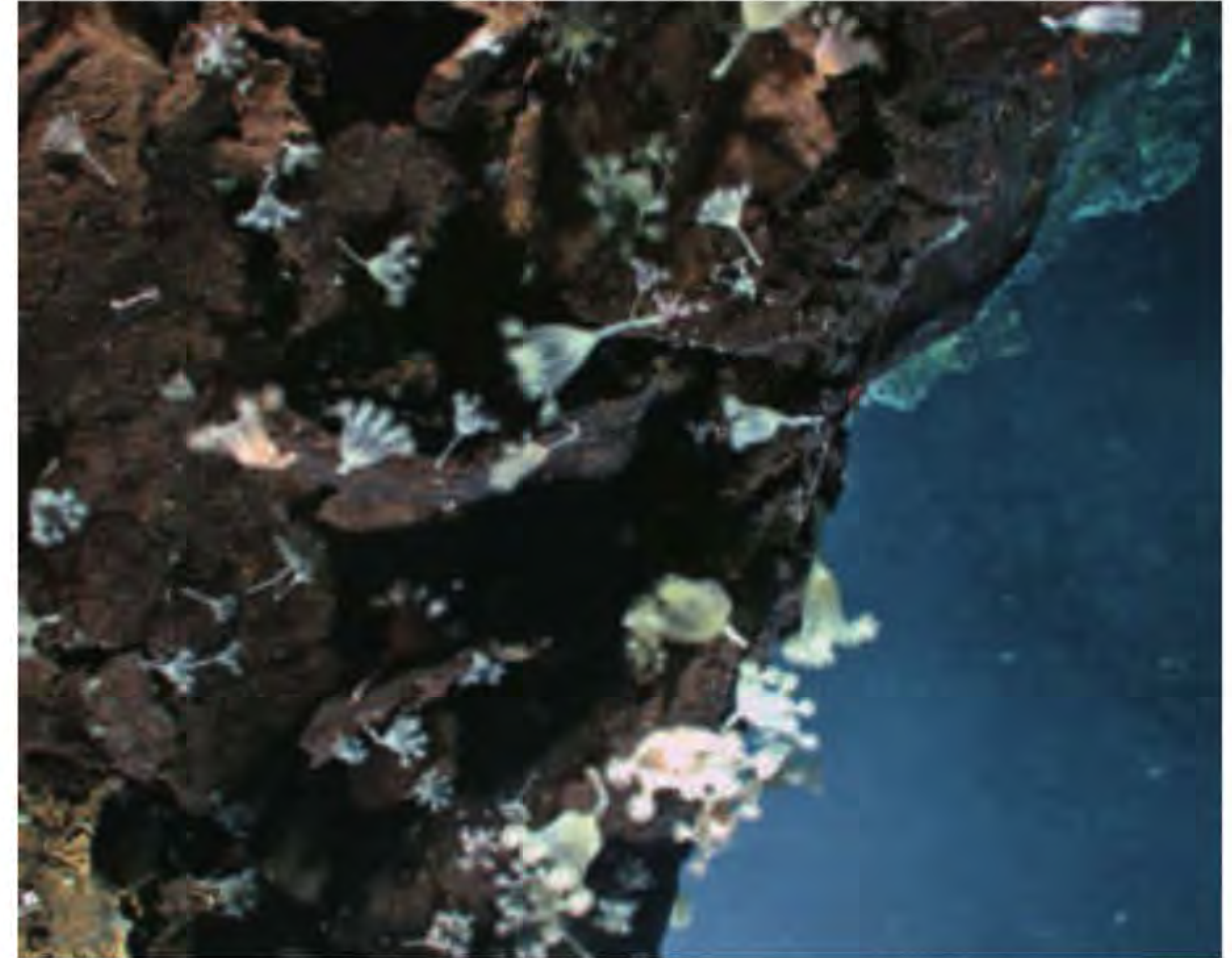



**FIGURE 9.13**

**Classe des Staurozoaires.** *Lucernaria janetae* est un staurozoaire des profondeurs abyssales du Pacifique Est. Il a environ 10 cm de large. *Image due à la courtoisie de J. Voight avec le support de la National Science Foundation.*

## Classe des Staurozoaires

Les membres de cette classe sont tous marins. Ils faisaient initialement partie d'un ordre (Stauroméduses) de la classe des Scyphozoaires. Bien qu'ils n'aient pas de stade méduse, le nom de l'ordre dans lequel ils étaient rangés tenait compte de la ressemblance de l'extrémité orale du polype avec une méduse. La forme de leur corps évoque celle d'un verre à pied dont la partie évasée se prolonge par huit bras porteurs de touffes de fins tentacules (Figure 9.13). L'extrémité aborale (le pied du verre) est fixée au substrat, rocher ou algue. La reproduction sexuée conduit à la formation de larves planula rampantes, à capacité de dispersion probablement limitée. Elles s'attachent au substrat puis, progressivement se différencient en adultes. Les adultes sont capables de sauter en se fixant alternativement par la base ou les tentacules. Ils ont rarement été observés se déplaçant librement dans l'eau. Il y a environ 100 espèces de staurozoaires décrites, localisées dans les latitudes élevées de l'Océan Atlantique et à la hauteur de la côte pacifique nord-ouest de l'Amérique du Nord. D'autres ont été trouvées dans l'Antarctique et deux ont été décrites dans les profondeurs abyssales de l'Océan Pacifique.

## Classe des Scyphozoaires

Les membres de cette classe sont tous marins et représentent les « véritables méduses » car le stade dominant de leur cycle de vie est la méduse (Figure 9.14). Contrairement à celles des hydrozoaires,


(a)


(b)

**FIGURE 9.14**

**Scyphozoaires représentatifs.** (*a*) *Mastigias quinquecirrha.* (*b*) *Aurelia labiata.*

elles n'ont pas de vélum, la mésoglée contient des cellules mésenchymateuses amoeboïdes, les cnidocytes sont présents dans le gastroderme et l'épiderme, les gamètes ont une origine gastrodermique (*voir tableau 9.2*).

Beaucoup de scyphozoaires sont inoffensifs pour l'homme ; d'autres provoquent des piqûres déplaisantes voire dangereuses. Par exemple, *Mastigias quinquecirrha*, communément appelée ortie de mer, est une forme commune dans l'Atlantique dont les populations s'accroissent à la fin de l'été et deviennent dangereuses pour les nageurs (Figure 9.14*a*). En règle générale les nageurs doivent éviter les méduses en forme de casque avec de longs tentacules et des lobes charnus pendant de la surface orale.

*Aurelia* est un scyphozoaire commun des côtes Pacifique et Atlantique de l'Amérique du Nord (Figure 9.14*b*). Le bord marginal porte une frange de petits tentacules et est divisé par des échancrures. La bouche conduit à un estomac à quatre poches qui contiennent des filaments gastriques chargés de cnidocytes. Des canaux radiaires partent des poches et se prolongent jusqu'au bord marginal de l'ombrelle. Chez *Aurelia*, mais pas chez tous les scyphozoires, le système des canaux est très ramifié et se termine dans un canal annulaire périphérique. Les cellules gastrodermiques de tous les scyphozoaires possèdent des cils qui créent un courant permanent d'eau entraînant les éléments nutritifs partiellement digérés.

*Aurelia* se nourrit de plancton. Au repos, elle s'enfonce lentement dans l'eau et piège des animaux microscopiques dans le mucus qui recouvre l'épiderme. Les cils les font progresser jusqu'au bord. Quatre lobes oraux, charnus, qui pendent du manubrium les récupèrent (*Figure 9.15a*). Les cils dont ils sont pourvus les amènent à la bouche.

En plus de récepteurs sensoriels disséminés dans l'épiderme, *Aurelia* dispose de huit structures spécialisées, appelées rhopalies, logées dans les échancrures du bord marginal. Chaque **rhopalie** comprend des structures sensorielles entourées par des lobules rhopaliens. Deux fentes sensorielles (supposées être olfactives) sont associées aux lobules. Les rhopalies renferment également un

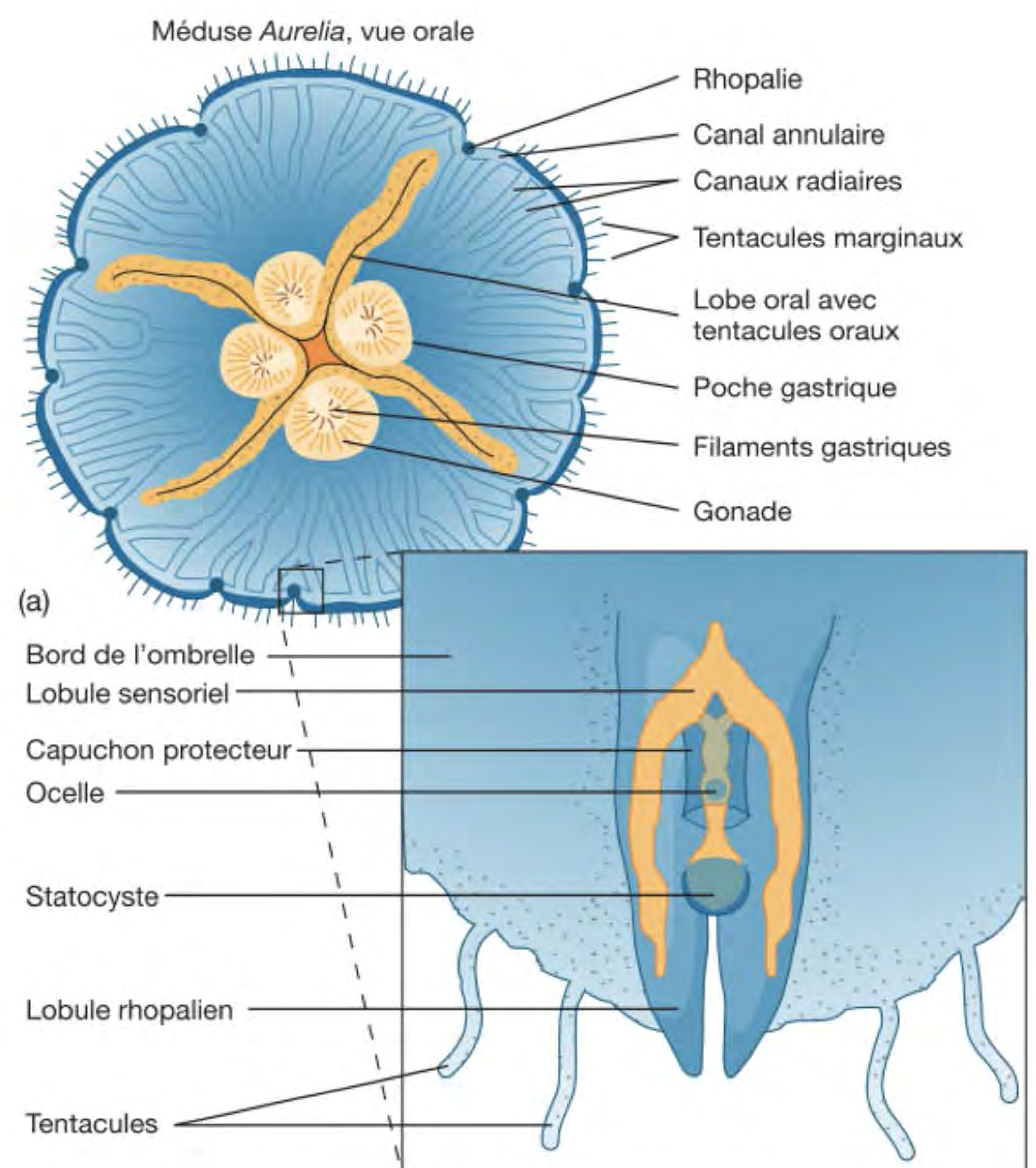



**FIGURE 9.15**

**Structure d'une méduse Scyphozoaire.** (*a*) Structure interne de *Aurelia*. (*b*) Coupe dans une rhopalie d'*Aurelia*. Chaque rhopalie comprend deux lobules sensoriels (olfactifs), un statocyste et un photorécepteur appelé ocelle. (*b*) *Source : D'après L.H. Hyman,* Biologie des invertébrés, *1940 Mc Graw-Hill Publishing Co.*

statocyste et des photorécepteurs ou ocelles (Figure 9.15*b*). Cette méduse manifeste une phototaxie négative, venant en surface au crépuscule et descendant très profondément en plein jour.

Les scyphozoaires sont dioïques. Les huit gonades d'*Aurelia* sont localisées dans les poches gastriques à raison de 2 par poche. Les gamètes sont libérés dans les poches. Les spermatozoïdes sont éliminés par la bouche. Chez certains scyphozoaires, les ovules sont fécondés dans les poches gastriques de la femelle où se déroulent les premières étapes du développement. Chez *Aurelia*, les ovules se logent dans les lobes oraux où se déroulent la fécondation et le développement jusqu'au stade planula.

La planula différencie un polype appelé **scyphistome** (Figure 9.16). Ce dernier a une durée de vie de un an ou plus, pendant laquelle il bourgeonne et produit des méduses miniatures, les **éphyrules ou éphyres**. Le scyphistome en phase de bourgeonnement porte le nom de strobile. Le bourgeonnement est répété ; les éphyres s'entassent les unes sur les autres comme une pile d'assiettes. Une fois détachées et libérées elles se transforment progressivement en adultes.

## Classe des Cubozoaires

Les cubozoaires faisaient partie initialement d'un ordre de la classe des scyphozoaires. Ces méduses ont une forme cubique avec des tentacules qui pendent à chaque coin. Les polypes sont très petits, inconnus chez certaines espèces. Ce sont des nageurs actifs qui se nourrissent dans les eaux tropicales chaudes (Figure 9.17).

## Classe des Anthozoaires

Les membres de cette classe sont coloniaux ou solitaires et leur cycle ne comporte pas de phase méduse. Les cnidocytes n'ont pas de cnidocil. Les anthozoaires comprennent les anémones et les coraux rocheux et mous. Ils sont marins, présents à toutes les profondeurs.

Les polypes d'anthozoaires diffèrent de ceux des hydrozoaires sur trois points : (1) la bouche conduit à un pharynx, invagination de la paroi du corps qui aboutit à la cavité gastrovasculaire ; (2) des mésentères (cloisons) qui portent des cnidocytes et des gonades sur leur bord libre divisent la cavité gastrovasculaire en secteurs ; et (3) la mésoglée contient des cellules mésenchymateuses amoeboïdes (*voir Tableau 9.2*).

Extérieurement, les anthozoaires présentent une symétrie radiaire parfaite. Intérieurement, les mésentères et d'autres structures leur confèrent une symétrie biradiaire.

Les anémones de mer sont solitaires, généralement de grande taille et très colorées (Figure 9.18*a*). Certaines sont fixées sur des substrats solides, d'autres fouissent des substrats meubles, certaines, enfin, sont engagées dans des relations symbiotiques (Figure 9.18*b*). Le polype est attaché au substrat par un disque pédieux (Figure 9.19). Le disque oral porte la bouche et des tentacules oraux. A une ou aux

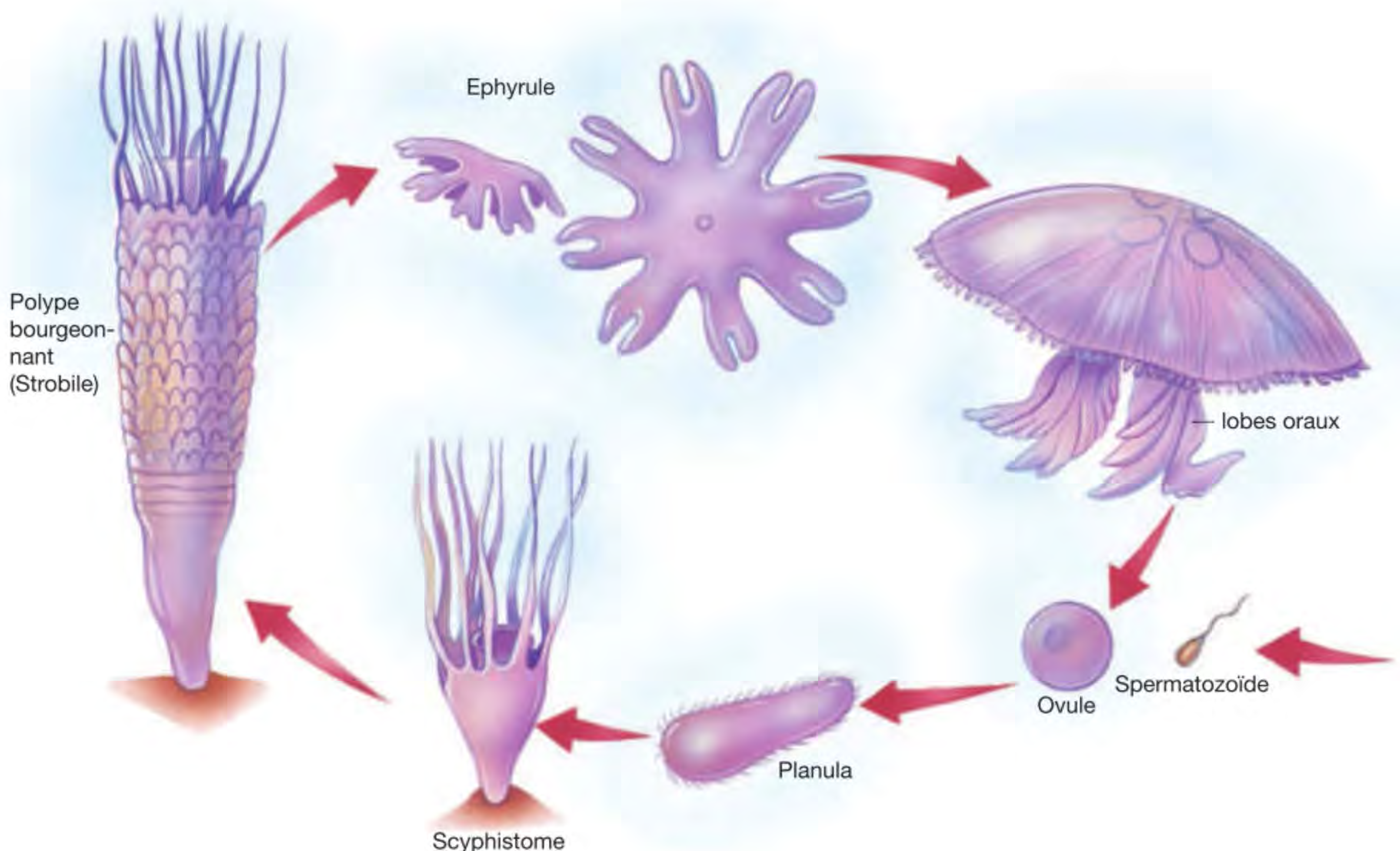



**FIGURE 9.16**

**Cycle de développement de *Aurelia*.** *Aurelia* est dioïque et, comme chez tous les scyphozoaires, la méduse (10 cm) est la phase prédominante du cycle. La planula (0,3 mm) se développe en un polype appelé scyphistome (4 mm) qui produit de jeunes méduses, ou éphyrules, par bourgeonnement.

deux extrémités de la bouche en forme de fente se différencie un siphonoglyphe, gouttière ciliée qui entraîne l'eau dans la cavité gastrovasculaire pour y maintenir un squelette hydrostatique.

Les mésentères sont agencés par paires. Certains sont attachés à la paroi du corps et au pharynx. D'autres ne le sont qu'à la paroi du corps, leur bord interne est libre. Des ouvertures percées dans les mésentères au voisinage du disque oral permettent une circulation d'eau d'un compartiment à un autre. Les parties basses des bords libres différencient un filament mésentérial trilobé (N. d. T. épaississement ayant l'aspect d'un cordon sinueux). Les filaments ont des cnidocytes, des cellules ciliées qui participent à la circulation de l'eau, des cellules glandulaires qui sécrètent des enzymes digestives et des cellules qui absorbent les produits de la digestion. Les aconties sont des structures effilées fixées aux extrémités de certains filaments mésentériaux. Elles portent des cnidocytes et paralysent les proies vivantes présentes dans la cavité gastrovasculaire. Elles sont éliminées au niveau de petites ouvertures de la paroi ou par la bouche quand l'anémone est menacée.



**FIGURE 9.17**

**Classe des cubozoaires.** La guêpe de mer, *Chironex fleckeri*. La méduse est cuboïdale et les tentacules pendent aux coins de l'ombrelle. *Chironex fleckeri* a causé plus de souffrances et de cas de mortalité chez l'homme des côtes Australiennes que le vaisseau de guerre Portugais partout où il se trouve. La mort par arrêt cardiaque et choc est peu probable à moins que la victime ne soit piquée de façon répétée.

Les fibres musculaires sont gastrodermiques. Des bandes musculaires longitudinales sont présentes dans les mésentères. Les muscles circulaires sont dans le gastroderme de la colonne. Une anémone menacée contracte la musculature longitudinale et rejette l'eau de la cavité. L'extrémité orale de la colonne s'extrovertit et recouvre le disque oral et l'anémone collapse. Le squelette hydrostatique se reconstitue suite à l'entrée graduelle de l'eau par les siphonoglyphes.

La capacité de déplacement des anémones est limitée. Elles glissent en utilisant le disque pédieux, rampent sur leurs côtés, marchent avec leurs tentacules. Certaines, quand elles sont dérangées, « nagent » en battant de leur corps ou de leurs tentacules. D'autres flottent en emprisonnant une bulle de gaz dans des replis du disque pédieux.

Les anémones se nourrissent d'invertébrés et de poissons. Les tentacules capturent les proies et les amènent à la bouche. Les fibres musculaires radiaires des mésentères ouvrent la bouche qui reçoit la nourriture et l'engage dans la cavité gastro-vasculaire.

Les anémones se reproduisent à la fois selon les modes sexué et asexué. Le mode asexué procède de différentes façons. Dans l'une, connue sous le nom de lacération pédieuse, une partie du disque pédieux se sépare du polype et forme un nouvel individu. La fission longitudinale ou transversale, avec division de l'individu et régénération des moitiés manquantes, en est une autre. Contrairement aux autres cnidaires, les anémones sont soit monoïques, soit dioïques. Dans le premier cas, la maturation des gamètes mâles précède celle



(a)



(b)

**FIGURE 9.18**

**Anémones de mer représentatives.** (*a*) Anémone de mer géante (*Anthopleura xanthogrammatica*). Des algues symbiotiques donnent à l'anémone sa couleur verte. (*b*) Cette anémone de mer (*Calliactis parasitical*) vit en relation mutualiste avec un bernard-l'ermite (*Eupagurus*). Les bernard-l'ermite sont dépourvus d'exosquelette rigide sur une grande partie du corps et trouvent refuge dans des coquilles vides de gastéropodes. Quand le « crabe » devient trop grand, il part à la recherche d'une nouvelle coquille en emportant avec lui l'anémone. L'anémone, perchée sur la coquille, a un degré de mobilité inhabituelle. En retour, les nématocystes de l'anémone protègent le « crabe » des prédateurs.

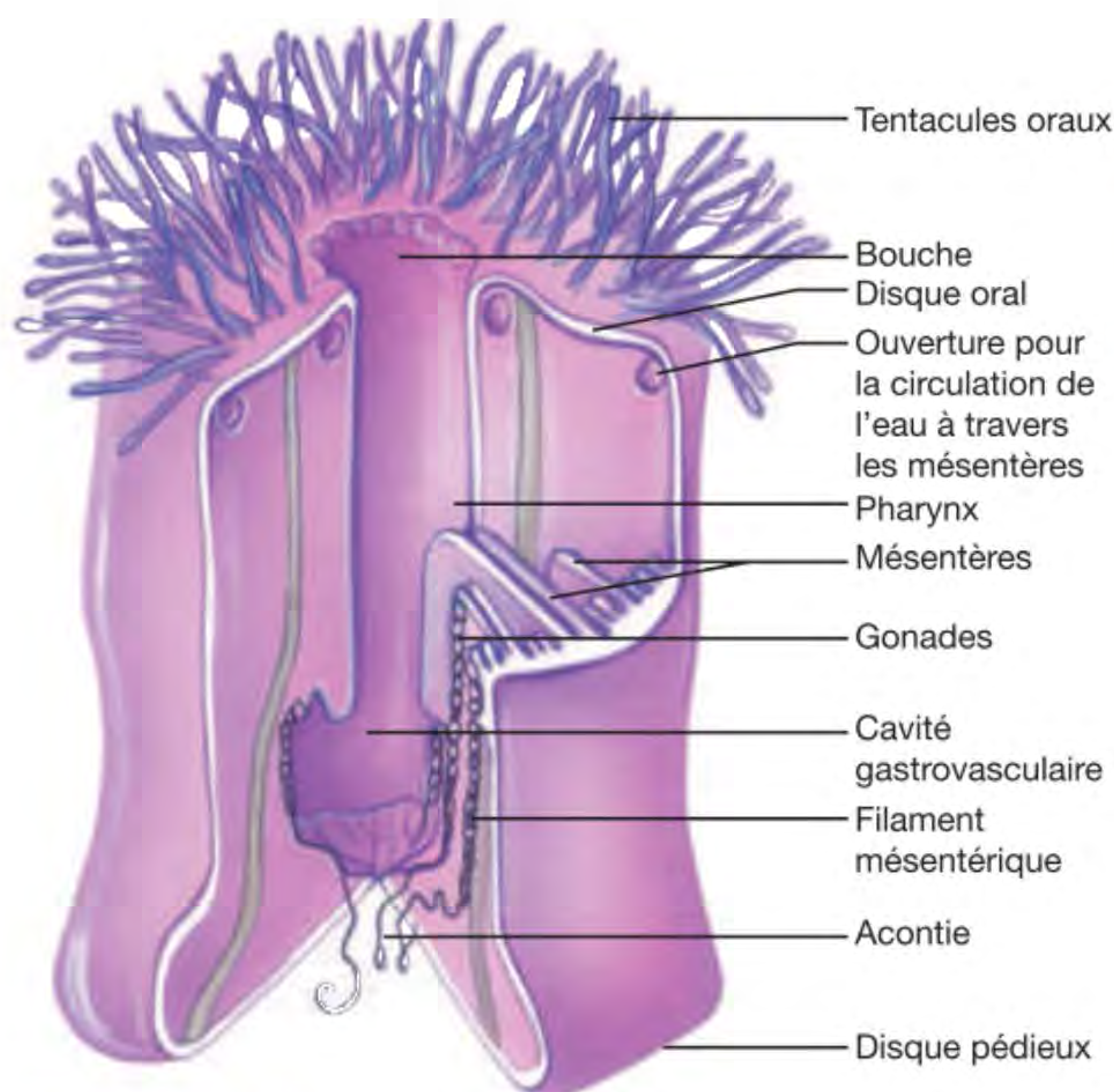



**FIGURE 9.19**

**Classe des Anthozoaires.** Structure de l'anémone, *Methridium* sp.

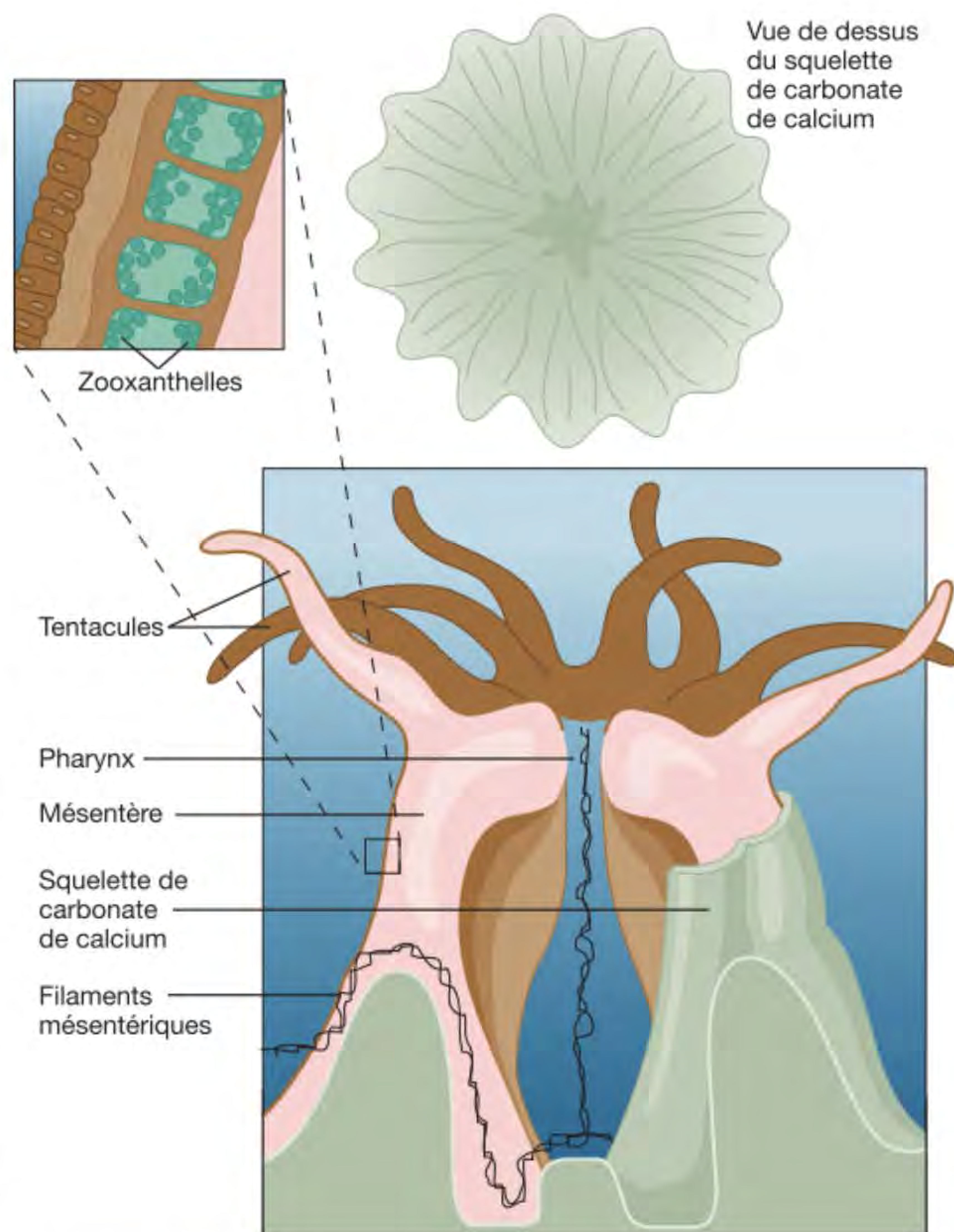



**FIGURE 9.20**

**Classe des Anthozoaires.** Un polype de corail rocheux dans son squelette de carbonate de calcium (section longitudinale).







des gamètes femelles de telle sorte que l'autofécondation est impossible. Il y a **protandrie** (Gr. *protos*, premier + *andros*, mâle). Les gonades forment des bandes longitudinales qui se différencient au niveau des bords libres des mésentères, sous les filaments mésentériaux. La fécondation est externe ou interne, dans la cavité gastrovasculaire. Le clivage (N. d. T. puis la gastrulation) aboutit à la formation d'une larve planula qui évolue en une autre forme larvaire ciliée qui s'attache au substrat et se différencie progressivement en une forme adulte.

Les autres anthozoaires sont les coraux. Les coraux rocheux édifient les récifs coralliens et, excepté l'absence de siphonoglyphes, sont similaires aux anémones. Leur nom fait référence à l'exosquelette de carbonate de calcium que les cellules épithéliales sécrètent autour de la base et de la partie basse de la colonne (Figure 9.20). Les polypes, lorsqu'ils sont menacés, se rétractent dans leur exosquelette protecteur. La reproduction sexuée est comparable à celle des anémones et le mode de reproduction asexué par bourgeonnement produit les autres membres de la colonie.

Beaucoup de cnidaires ont développé des relations symbiotiques étroites avec des algues unicellulaires. Chez les cnidaires marins les algues sont des zooxanthelles qui résident dans l'épiderme ou le gastroderme (*voir Figure* 9.20). Les coraux rocheux abritent d'importantes populations de zooxanthelles. La photosynthèse qu'elles pratiquent (*voir Figure* 8.14) approvisionne les polypes en carbone organique et le métabolisme des polypes, en retour, fournit aux algues les produits azotés et phosphorés nécessaires. Les études suggèrent que les zooxanthelles participent à la construction des récifs en favorisant le dépôt de taux élevés de carbonate de calcium. Le prélèvement de $CO_2$ dans le milieu environnant entraîne des modifications de pH qui induisent la précipitation du carbonate de calcium dissous en aragonite (calcaire). On admet que la profondeur limite de 90 mètres pour la construction des récifs correspond à celle où la quantité de lumière indispensable au déroulement de la photosynthèse est suffisante. Des perturbations environnementales, comme l'augmentation de la température de l'eau, ont pour conséquence stress, mort des zooxanthelles et blanchiment des coraux (Alerte sur la vie sauvage page 160).

Les coraux octocoralliaires très colorés sont communs dans les eaux chaudes. Ils ont huit tentacules pinnés (semblables à des plumes), huit mésentères et un siphonoglyphe. Les parois du corps des membres d'une colonie sont en continuité et des cellules mésenchymateuses sécrètent un squelette interne protéique ou calcaire. Les gorgones, les plumes de mer, les fouets de mer, les coraux rouges et les orgues de mer sont membres de ce groupe (Figure 9.21).

## Synthèse de la section 9.3

Les membres du phylum des Cnidaires comprennent les méduses, les anémones, les coraux et les animaux apparentés. Ils sont diploblastiques, à symétrie radiaire ou biradiaire et possèdent un type cellulaire original, le cnidocyte. Des cellules contractiles de l'épiderme et du gastroderme de la paroi de leur corps agissent sur l'eau contenue dans la cavité gastrovasculaire pour créer un compartiment hydrostatique utilisé comme support et dans les mouvements



(a)



(b)

**FIGURE 9.21**

**Coraux octocoralliaires représentatifs.** (*a*) Stylo de mer charnu (Pennatulide, *Ptilosaurus gurfneyi*). (*b*) Ventilateur de mer pourpre (*Gorgonia ventilana*).

du corps. Leur cycle de vie comprend un stade polype fixé, qui est souvent asexué, et/ou un stade méduse, qui est dioïque et mène une vie libre et nageuse. Les hydrozoaires, sauf exceptions, ont un cycle de vie avec alternance des deux stades. Chez les Scyphozoaires le stade méduse est prédominant alors que chez les anthozoaires c'est le stade polype.

***Les cnidaires ont deux couches cellulaires distinctes. Ils ont aussi des structures comme les gonades et un réseau nerveux. Pourquoi leur organisation est-elle considérée comme située au niveau tissulaire et non au niveau des organes ?***

## 9.4 Phylum des Cténophores

### Compétences à acquérir

1. Décrire les caractéristiques des membres du phylum des Cténophores.
2. Décrire la façon dont les cténophores se nourrissent.

Les Cténophores (Gr.*kteno*, peigne + *phoros*, porter) sont appelés noix de mer ou méduses à peigne (Tableau 9.3). Approximativement 90 espèces sont décrites actuellement. Toutes sont marines (Figure 9.22). La plupart des cténophores sont de forme sphérique mais certains groupes sont de forme aplatie et / ou allongée.

Les caractéristiques du phylum sont :

1. Organisation diploblastique ou triploblastique, de niveau tissulaire
2. Symétrie biradiaire
3. Consistance gélatineuse, mésoglée cellulaire entre tissus épidermique et gastrodermique
4. Cellules musculaires vraies différenciées à l'intérieur de la mésoglée
5. Cavité gastrovasculaire
6. Système nerveux sous la forme d'un réseau
7. Structures adhésives appelées colloblastes
8. Huit rangées de bandes ciliaires ou peignes utilisées pour la locomotion

Classiquement les cténophores sont décrits comme ayant une organisation diploblastique. Leur « mésoglée » toutefois est cellularisée et renferme des cellules musculaires vraies. Cette observation a conduit certains zoologistes à considérer la couche moyenne comme une véritable couche tissulaire et faire de ces animaux des triploblastiques acoelomates.

*Pleurobranchia* a un corps sphérique ou ovoide, transparent, d'environ 2 cm de diamètre. Il est présent dans les eaux froides des océans Atlantique et Pacifique (Figure 9.22*b*). *Pleurobranchia*, comme beaucoup de cténophores, a huit bandes méridionales de

**TABLEAU 9.3**
**Classification des Cténophores**

**Phylum des Cténophores**
Phylum animal dont les membres ont une symétrie biradiale, diploblastiques ou peut-être triblastiques, généralement de forme ellipsoïde ou sphérique, possèdent des colloblastes et ont des rangées de peignes méridiennes. Les noms de classes ne sont pas mentionnés ici car la taxonomie est actuellement en cours de révision. Les classes traditionnelles ne représentent pas des groupes monophylétiques.



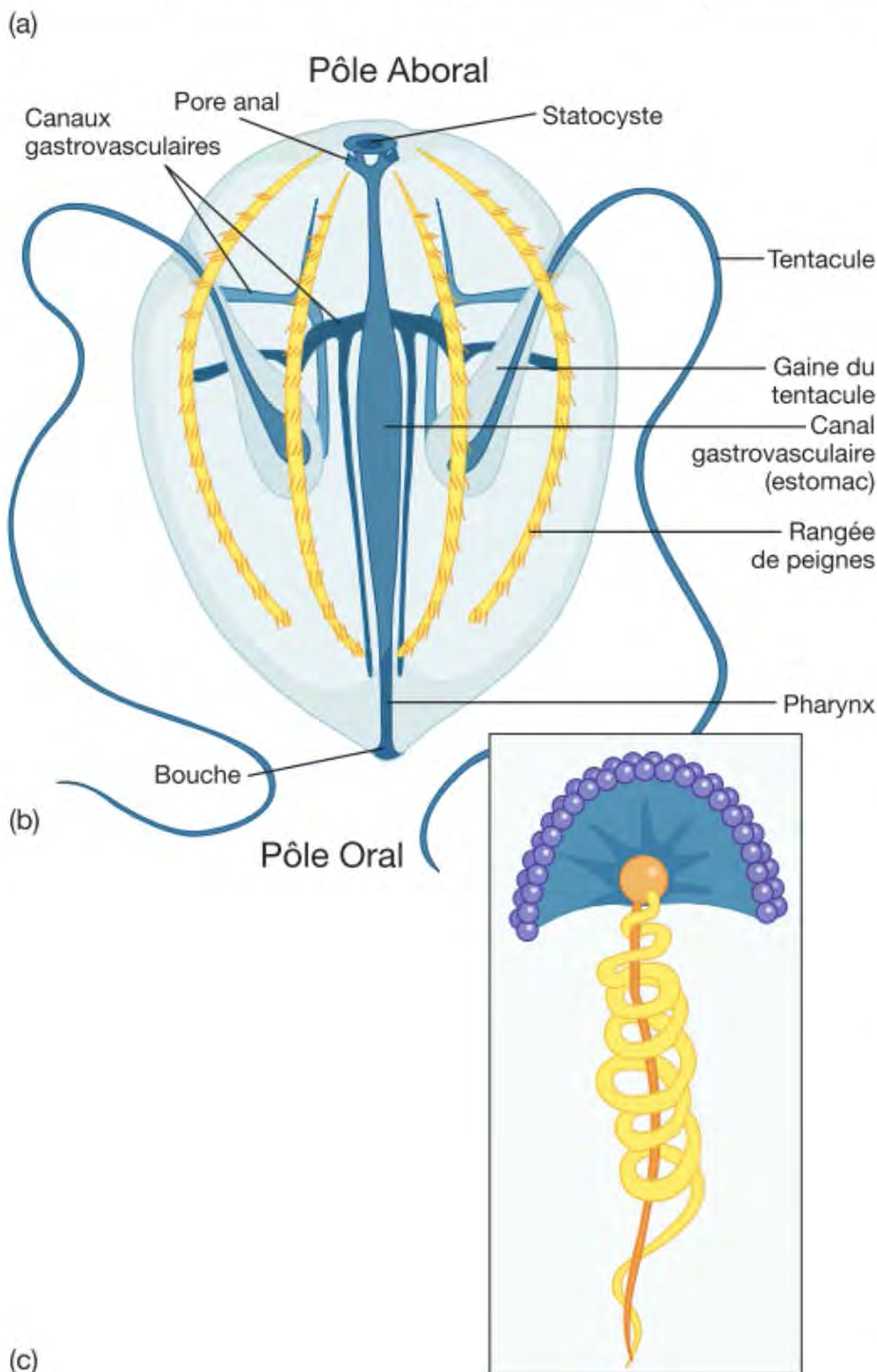



**FIGURE 9.22**

**Phylum des Cténophores.** (*a*) Le cténophore *Mnemiopsis* sp. Les cténophores sont bien connus pour leur bioluminescence. Les cellules productrices de lumière sont dans la paroi des canaux digestifs, sous les rangées de peignes. (*b*) La structure de *Pleurobranchia* sp. Généralement, l'animal se déplace avec l'extrémité orale en avant ou au-dessus. (*c*) Les colloblastes sont formés d'une tête hémisphérique adhésive qui se connecte au tentacule par un filament rectiligne. Un filament contractile s'enroule autour du filament rectiligne. Les filaments rectiligne et spiral empêchent la proie qui se débat de s'échapper.

cils ou **peignes** (ou palettes N. d. T.) entre les pôles oral et aboral. Ce sont des structures locomotrices qui sont coordonnées par un statocyste localisé au pôle aboral. *Pleurobranchia* se déplace normalement avec le pôle aboral orienté vers le bas. Le statocyste détecte l'inclinaison et les peignes rétablissent l'orientation de l'animal. Deux longs tentacules, ramifiés, émergent de poches situées près du pôle aboral. Ils renferment des fibres contractiles qui leur permettent de se rétracter et portent des cellules adhésives, les **colloblastes**, avec lesquels ils capturent les proies (Figure 9.22*c*).

L'ingestion intervient en même temps que les tentacules essuient la proie à travers la bouche. La bouche conduit à un système de canaux gastrovasculaires ramifié. Ils sont aveugles sauf deux canaux anaux, courts qui s'ouvrent à l'extérieur près de l'organe sensoriel apical. Ainsi, contrairement aux cnidaires, les cténophores ont une ouverture anale. Certains déchets non digérés sont éliminés par ces canaux et d'autres, vraisemblablement, par la bouche (*voir Figure 9.22b*).

*Pleurobranchia* est monoïque comme tous les autres cténophores. Les gonades sont allongées et forment deux bandes associées au gastroderme. L'une est un ovaire, l'autre un **testicule**. Les gamètes sont évacués par la bouche, la fécondation est externe et le développement embryonnaire met en place une larve légèrement aplatie.

### Synthèse de la section 9.4

Les membres du phylum des Cténophores sont les noix de mer ou méduses à peigne. Ils possèdent des rangées de peignes intervenant dans la locomotion et des tentacules renfermant des colloblastes adhésifs utilisés dans la capture des proies. Ils sont monoïques avec fécondation externe et développement d'une forme larvaire ciliée.

***Pourquoi certains zoologistes considèrent-ils les cténophores comme des organismes triploblastiques ?***

## 9.5 Considérations phylogénétiques supplémentaires

### Compétences à acquérir

1. Justifier l'affirmation selon laquelle « les membres des phyla des Porifères, des Cnidaires et des Cténophores sont aussi distants les uns des autres qu'ils le sont des autres phyla d'animaux ».
2. Décrire les relations évolutives à l'intérieur des Cnidaires.

Les relations évolutives des phyla étudiés dans ce chapitre font l'objet de débats. Comme il a été écrit précédemment, le règne animal est couramment considéré comme monophylétique, avec les éponges très proches des ancêtres choanoflagellés (*voir Aperçus évolutifs, page 140*). Comme cela était prévisible, les éponges sont représentées dans les dépôts fossiles les plus anciens, ceux du gisement d'Ediacara (*voir Aperçus évolutifs, page 120*). Alors que les colonies de choanoflagellés augmentaient en taille, une vie fixée sur le fond aurait été favorisée. L'augmentation de taille aurait été sélectionnée pour privilégier la complexité des types cellulaires et le système unique de canaux aquifères et de chambres, qui est la synapomorphie la plus importante des éponges. L'augmentation du




# ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

## Les récifs coralliens

Les récifs coralliens sont parmi les habitats marins les plus menacés. Avec les forêts tropicales humides ce sont les écosystèmes les plus diversifiés de la terre. Ce sont les lieux d'habitation de milliers d'espèces de poissons et près de 100 000 espèces d'invertébrés récifaux ont été décrits à ce jour (Figure 9.1 de l'encadré). Cette diversité donne aux récifs coralliens une immense valeur intrinsèque et économique. Leurs eaux hautement productives rapportent 4 à 8 millions de tonnes de poissons pour les pêcheries commerciales. C'est le dixième de la production mondiale pour une surface qui représente seulement 0,17 % de la surface océanique (Figure 9.2 de l'encadré). Les touristes que les récifs coralliens attirent représentent un commerce annuel qui se chiffre à des milliards de dollars. La contribution annuelle des récifs coralliens à l'économie mondiale est estimée à 375 milliards de dollars. Les raisons écologiques, esthétiques et économiques de préserver les récifs coralliens sont donc écrasantes.




**FIGURE 9.1** **Les récifs coralliens.** Les récifs coralliens sont trouvés dans les régions tropicales et subtropicales, entre les latitudes 30 °N et 30 °S.

Les perturbations des récifs coralliens peuvent être dévastatrices, car les récifs croissent très lentement. Normalement un récif vivant est coloré. Un récif perturbé blanchit suite à la mort des polypes d'anthozoaires, des zooxanthelles (algues vertes unicellulaires qui vivent en symbiose avec les anthozoaires) et des algues coralliaires (Figure 9.3 de l'encadré). La réaction de blanchiment peut être rapidement inversée si elle résulte d'une perturbation localisée. Des perturbations étendues, par contre, peuvent entraîner la mort de parties plus importantes du récif qui requiert des milliers d'années pour être compensée. Récemment, un blanchiment massif a été observé dans les eaux tropicales des Océans Atlantique, des Caraïbes, Pacifique et Indien.

Les récifs réclament des eaux claires, constamment chaudes, et peu profondes pour assurer la croissance des zooxanthelles indispensables à la vie des anthozoaires. Des changements dans le niveau de l'eau, sa température, sa turbidité peuvent affecter défavorablement la croissance du corail. La sédimentation consécutive à l'exploitation minière, au dragage, à l'exploitation forestière ou l'éclaircissement des mangroves qui retiennent les sédiments contre le ruissellement côtier peuvent faire écran à la lumière solaire et provoquer la mort des zooxanthelles. Quelques communautés insulaires creusent les récifs pour extraire le calcaire pour faire du bêton. Le développement côtier est responsable de l'épandage et de la pollution industrielle qui occasionnent de graves dommages. Les déversements d'hydrocarbures sont toxiques pour les organismes coralliens. Les navires qui s'échouent endommagent de grandes sections des récifs. Des relations écologiques modifiées ont eu pour conséquence la prolifération de l'étoile de mer couronne d'épines (*Acanthaster planci*) qui se nourrit des polypes coralliens et dévaste les communautés récifales du Pacifique Sud. Les snorklers et les plongeurs qui marchent sur les surfaces récifales et en cassent des morceaux ou ancrent leurs bateaux menacent la vie d'un récif. Les changements climatiques (*voir Chapitre* 6) ont été impliqués dans le blanchiment des récifs. Les conséquences d'une élévation globale de la température – en changeant la température de l'eau, les niveaux de l'eau, et en augmentant la fréquence des tempêtes tropicales – peuvent potentiellement altérer les récifs coralliens en modifiant les conditions environnementales favorables à la survie et à la croissance des récifs.

La pêche intensive d'espèces de grande taille comme les requins, les tortues et les mérous bouleversent les écosystèmes récifaux. La



**FIGURE 9.2** **Écocystème du récif corallien.**



**FIGURE 9.3** **Blanchiment du corail.** La portion blanche du corail est visible dans la partie basse de la photographie. Les polypes situés au-dessus sont encore vivants.

## ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE suite

diminution de ces populations permet l'expansion des poissons proies de petite taille et des espèces d'invertébrés. Cette expansion peut entraîner des changements dans les communautés d'algues importantes pour les écosystèmes récifaux.

Les menaces sur les récifs coralliens semblent vraiment lourdes, écrasantes. Les récifs des Bahamas, des Florida Keys (Portes de Floride) et des Iles Hawaïennes principales sont approximativement dégradés à 60 %. Les écosystèmes récifaux protégés de la Grande Barrière et des Iles Hawaïennes du nord-ouest le sont à 30 % environ. Heureusement, les biologistes sont en train de découvrir que les récifs coralliens sont des écosystèmes résistants. Si la qualité de l'eau est bonne, ils peuvent récupérer après des perturbations localisées. Des politiques nationales et internationales sont nécessaires pour empêcher les perturbations et les nuisances, incluant celles occasionnées par les sources côtières, pour gérer les ressources des récifs coralliens ; et pour réduire les émissions à effets de serre responsables de l'élévation globale de la température. Le Parc Marin du Récif de la Grande Barrière de la côte Australienne est le plus grand récif protégé. Il comprend 2 900 formations récifales et est géré par le GBRMPA (Great Barrier Reef Marine Park Authority). Le but du travail de cet organisme est de réguler l'utilisation du récif. GBRMPA contrôle la qualité de l'eau et le développement côtier avec l'intention de conserver la biodiversité du récif sans léser les possibilités commerciales, éducatives et récréatives. Bien que la gestion d'autres systèmes récifaux exige des approches différentes, le processus de préservation mis en place par le GBMRPA devrait servir de modèle.

rapport surface/volume trouvé chez les formes synacoïde et leuconoïde du corps est probablement une évolution en réponse à ces pressions de sélection. Les relations évolutives entre les classes de porifères sont beaucoup trop controversées pour être présentées ici.

Les membres du phylum des Cnidaires sont apparus très tôt et sont aussi représentés dans la faune d'Ediacara. Ils sont traditionnellement considérés comme dérivés d'un ancêtre à symétrie radiaire (*voir Figure 9.2a*). Une autre interprétation, minoritaire, envisage que la symétrie bilatérale est la forme ancestrale de symétrie du corps (*voir Figure 9.2b*) et qu'un ancêtre bilatérien est à l'origine de tous les animaux, incluant les Cnidaires à symétrie radiaire. Ce point de vue est soutenu par la présence d'une larve planula dont le mode de déplacement, orienté dans une seule direction, suggère l'existence d'un axe antéro-postérieur, caractéristique de la bilatéralité. Selon cette interprétation, la symétrie radiaire serait une acquisition secondaire de l'état adulte.

Les données moléculaires suggèrent que les anthozoaires primitifs sont étroitement apparentés au stock des cnidaires ancestraux. Cette interprétation est représentée dans l'arbre de la Figure 9.23. Siphonoglyphe et filaments mésentériaux sont des particularités structurales propres aux Anthozoaires. Les polypes de tous les autres cnidaires sont creux. Les Staurozoaires n'ont pas de stade méduse mais ont des larves planula dépourvus de cils. Les Scyphozoaires et les Cubozoaires se distinguent des Anthozoaires par la réduction du stade polype. Les hydrozoaires se distinguent par la perte des cloisons mésentèriques, celle des nématocystes gastrodermiques et la présence de cellules formatrices des gamètes dans l'épiderme.

Les relations des Cténophores avec n'importe quel autre groupe d'animaux sont incertaines. Cténophores et Cnidaires partagent des caractéristiques importantes, comme la symétrie radiaire (ou biradiaire), un système nerveux en réseau et une cavité gastrovasculaire. L'organisation tissulaire triploblastique des cténophores ainsi que le développement embryologique sont des différences qui, en dépit des similitudes, ne permettent pas d'apparenter les cténophores à un groupe de cnidaires. Cnidaires et Cténaires sont probablement distants.

## SYNTHÈSE DE LA SECTION 9.5

Les membres du phylum des Porifères sont les formes animales vivantes les plus proches des ancêtres choanoflagellés. Les Cnidaires sont apparus peu de temps après les Porifères et les Anthozoaires ancestraux sont très étroitement apparentés à l'ancêtre des cnidaires. Les relations des Cténophores avec n'importe quel autre groupe d'animaux sont incertaines.

***Qu'est-ce qui peut expliquer l'évolution de la complexité dans les formes du corps des éponges ?***

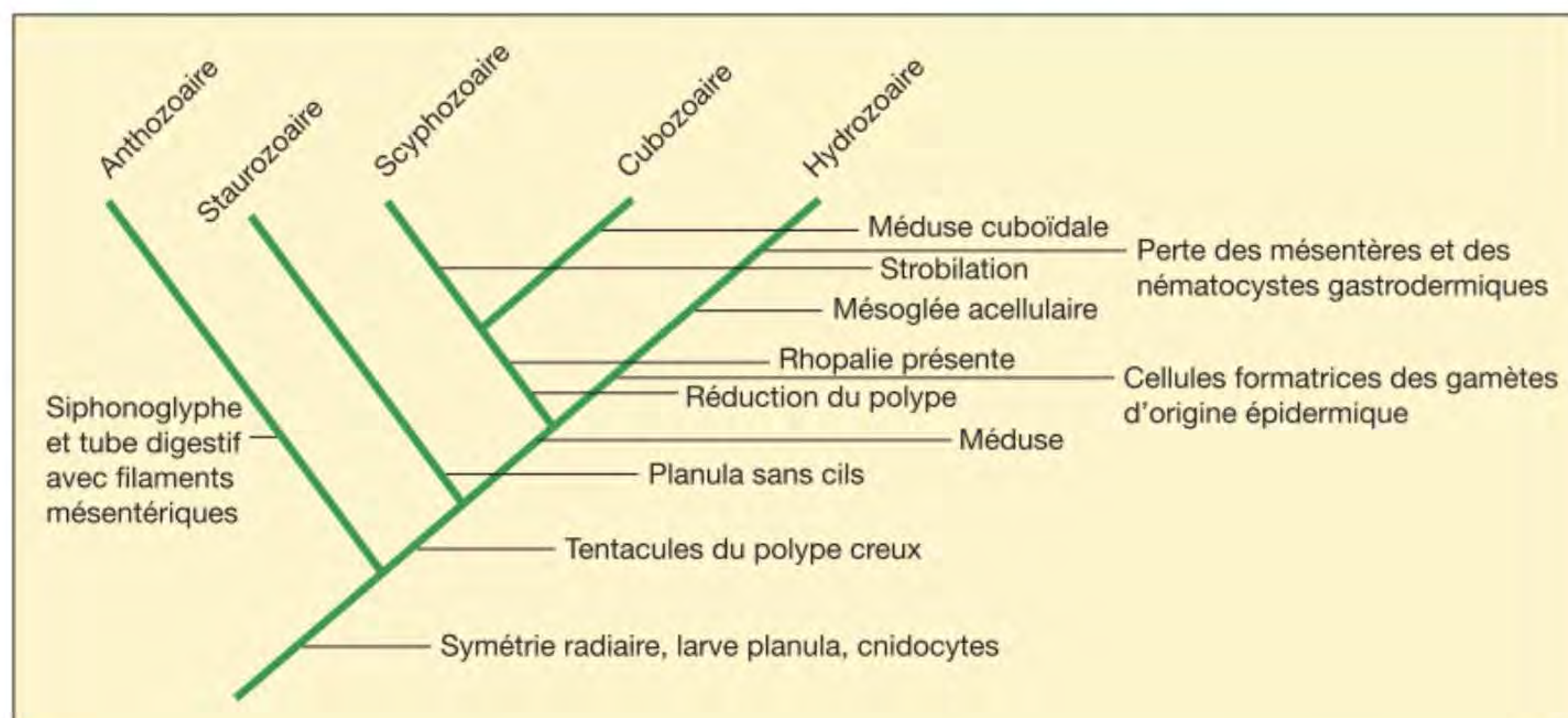



**FIGURE 9.23**

**Cladogramme montrant la taxonomie des Cnidaires.** Les caractères synapomorphiques sélectionnés sont indiqués. La plupart des zoologistes considèrent que les anthozoaires sont les cnidaires les plus ancestraux.

## Résumé


**9.1 Perspective évolutive**
Bien que l'origine de la multicellularité des animaux soit inconnue, l'hypothèse coloniale et l'hypothèse syncytiale sont deux explications possibles de la façon dont les animaux ont pu apparaître. Le règne animal constitue probablement un ensemble monophylétique.

**9.2 Phylum des Porifères**
Les animaux qui appartiennent à ce phylum sont les éponges. Les cellules des éponges sont spécialisées pour créer des courants d'eau, filtrer la nourriture, produire des gamètes, former des éléments squelettiques et border la paroi du corps.

Les éponges font circuler l'eau au travers de leur corps pour s'approvisionner en nourriture et oxygène et pour éliminer les déchets et les produits de la reproduction.

L'évolution des éponges s'est traduite par une complexification des systèmes de canaux et une optimisation des capacités de circulation.

**9.3 Phylum des Cnidaires**
Les membres de ce phylum ont une symétrie radiaire et ont une organisation diploblastique à l'échelle des tissus. Les cellules sont spécialisées dans la prise de nourriture, la défense, la contraction, la coordination, la digestion et l'absorption.

Les Hydrozoaires diffèrent des autres cnidaires en ayant des gamètes d'origine ectodermique, une mésoglée dépourvue de cellules mésenchymateuses et des nématocystes uniquement localisés dans l'épiderme. La plupart d'entre eux ont des stades polype et méduse bien développés.

Les Staurozoaires n'ont pas de stade méduse et leurs planulas sont dépourvues de cils. Leur corps a une forme en verre à pied fixé sur les algues ou les rochers d'habitats marins.

La classe des Scyphozoaires renferme les méduses. Le stade polype est généralement de très petite taille.

Les Cubozoaires vivent dans les eaux chaudes tropicales. Certains d'entre eux ont des nématocystes particulièrement dangereux.

Les Anthozoaires n'ont pas de stade méduse. Ils comprennent les anémones et les coraux.

**9.4 Phylum des Cténophores**
Les cténophores ont une symétrie biradiaire et sont diploblastiques ou probablement triploblastiques. Des bandes ciliées, appelées rangées de peignes, les caractérisent.

**9.5 Considérations phylogénétiques supplémentaires**
Les Porifères dérivent probablement de protistes choanoflagellés ancestraux. Les Cnidaires et les Cténophores sont des groupes phylogénétiquement distants. À l'intérieur des Cnidaires, les anthozoaires ancestraux sont à l'origine des formes actuelles et des autres cnidaires.


## Questions de révision sur les concepts

1. Les arguments qui plaident en faveur de la monophylie du règne animal sont les suivants, sauf un. Lequel ?
   a. Présence de cellules flagellées chez tous les animaux
   b. Présence d'asters dans les cellules en division chez tous les animaux
   c. Tous les animaux sont à symétrie bilatérale
   d. Données moléculaires
2. Les membres du Phylum des Porifères partagent les caractères suivants, sauf un. Lequel ?
   a. Asymétrie ou symétrie radiaire
   b. Pinacocytes
   c. Cellules mésenchymateuses
   d. Cnidocytes
3. Dans la forme sycon des éponges, les choanocytes limitent
   a. le spongocoele
   b. la cavité gastrovasculaire
   c. les canaux radiaires
   d. les canaux entrants
4. Un stade méduse est trouvé chez au moins quelques membres des
   a. Anthozoaires, Staurozoaires et Hydrozoaires.
   b. Anthozoaires seulement.
   c. Scyphozoaires, Hydrozoaires et Cubozoaires
   d. Scyphozoaires, Staurozoaires et Cubozoaires
5. Les cnidaires de la classe des ____________ sont probablement les plus proches de l'ancêtre du phylum.
   a. Hydrozoaires
   b. Staurozoaires
   c. Scyphozoaires
   d. Cubozoaires
   e. Anthozoaires

## Questions d'analyse et d'application

1. Si la plupart des animaux dérivent d'un groupe ancestral et si ce groupe a une symétrie radiaire, quelle est des deux hypothèses de l'origine des animaux, l'hypothèse coloniale et l'hypothèse syncytiale, celle qui vous paraît la plus attractive ? Expliquez.
2. Les colonies sont définies au Chapitre 7 comme des « associations lâches de cellules indépendantes ». Pourquoi considère-t-on que les éponges ont dépassé ce niveau d'organisation ?
3. La plupart des éponges et des anémones sont monoïques, alors que généralement les sexes sont séparés. Pourquoi ce mode de reproduction est–il avantageux pour ces animaux ? Comment l'autofécondation est-elle empêchée chez les anémones de mer ?
4. Pensez-vous que l'un des deux stades, polype ou méduse, ait été prédominant chez l'ancêtre des cnidaires ? Argumentez votre réponse. Quelles conséquences votre réponse peut-elle avoir sur l'interprétation des relations évolutives entre les différentes classes de cnidaires ?



# 10

# Le plan d'organisation triploblastique acœlomate

## Plan du chapitre



## 10.1 Perspective évolutive

### Compétences à acquérir

1. Présenter les caractères morphologiques communs aux animaux traités dans ce chapitre.
2. Expliquer le processus complexe de la paedomorphose.

Il n'y a pas de désaccord entre les zoologistes sur la classification taxonomique des animaux. Par exemple, des vers plats comme les planaires, doivent être placés dans le phylum des Platyhelminthes (ou Plathelminthes N. d. T.). Un désaccord, par contre, existe sur les relations entre les phyla d'animaux. Selon les caractères spécifiques choisis les zoologistes proposent des arbres phylogénétiques différents. Ainsi, en plus des caractères morphologiques, une nouvelle approche de la phylogénie fait appel aux séquences d'ARN ribosomal ou de gènes codants pour des protéines. Les preuves moléculaires et les preuves classiques apportées par l'étude morphologique sont en faveur d'une subdivision des animaux bilatériens en trois clades : Lophotrochozoaires, Ecdysozoaires et Deutérostomiens (N. d. T. Lophotrochozoaires et Ecdysozoaires sont des protostomiens). Quelques zoologistes les répartissent en trois groupes en tenant compte des cavités du corps : acœlomates, pseudocœlomates et cœlomates. D'autres animaux ne rentrent pas dans ce cadre taxonomique et ont des affinités incertaines. Parce que les acœlomates ne constituent pas un groupe monophylétique dans la plupart des analyses, nous utiliserons ce terme pour décrire simplement une particularité du plan d'organisation que partagent les différents phyla considérés dans ce chapitre. La position phylogénétique exacte de ces animaux étant encore débattue, l'arbre phylogénétique de la Figure 10.1 retrace de façon hypothétique les évènements clefs de l'histoire évolutive qui a conduit aux phyla des animaux vivant actuellement sur terre. Comme cet arbre est en permanence soumis à révision, le seul message que l'on peut en tirer est celui-ci : l'extraordinaire diversité du règne animal a émergé au travers du processus d'évolution et les caractères que les animaux expriment sont les traces de leur histoire évolutive.

Les Acœlomorphes, Platyhelminthes, Némertes, Gastrotriches et Cycliophores sont les premiers animaux dotés d'une symétrie bilatérale et d'une organisation du corps plus complexe que celle des cnidaires. Tous les animaux traités dans ce chapitre sont triploblastiques (tissus dérivés de trois feuillets embryonnaires) et acœlomates (dépourvus de cœlome). Le phylum des Platyhelminthes incluent les vers plats (Figure 10.2) qui mènent une vie libre (exemples, les Turbellariés) ou qui sont parasites (exemples, les Douves et les Ténias) ; le phylum des Némertes renferme un petit groupe de vers allongés, non segmentés, à corps mou, qui sont libres et marins ; les Gastrotriches vivent dans les interstices entre les sédiments déposés sur les fonds. Comme cela a été dit précédemment les Cycliophores, découverts sur les homards, constituent un nouveau phylum.

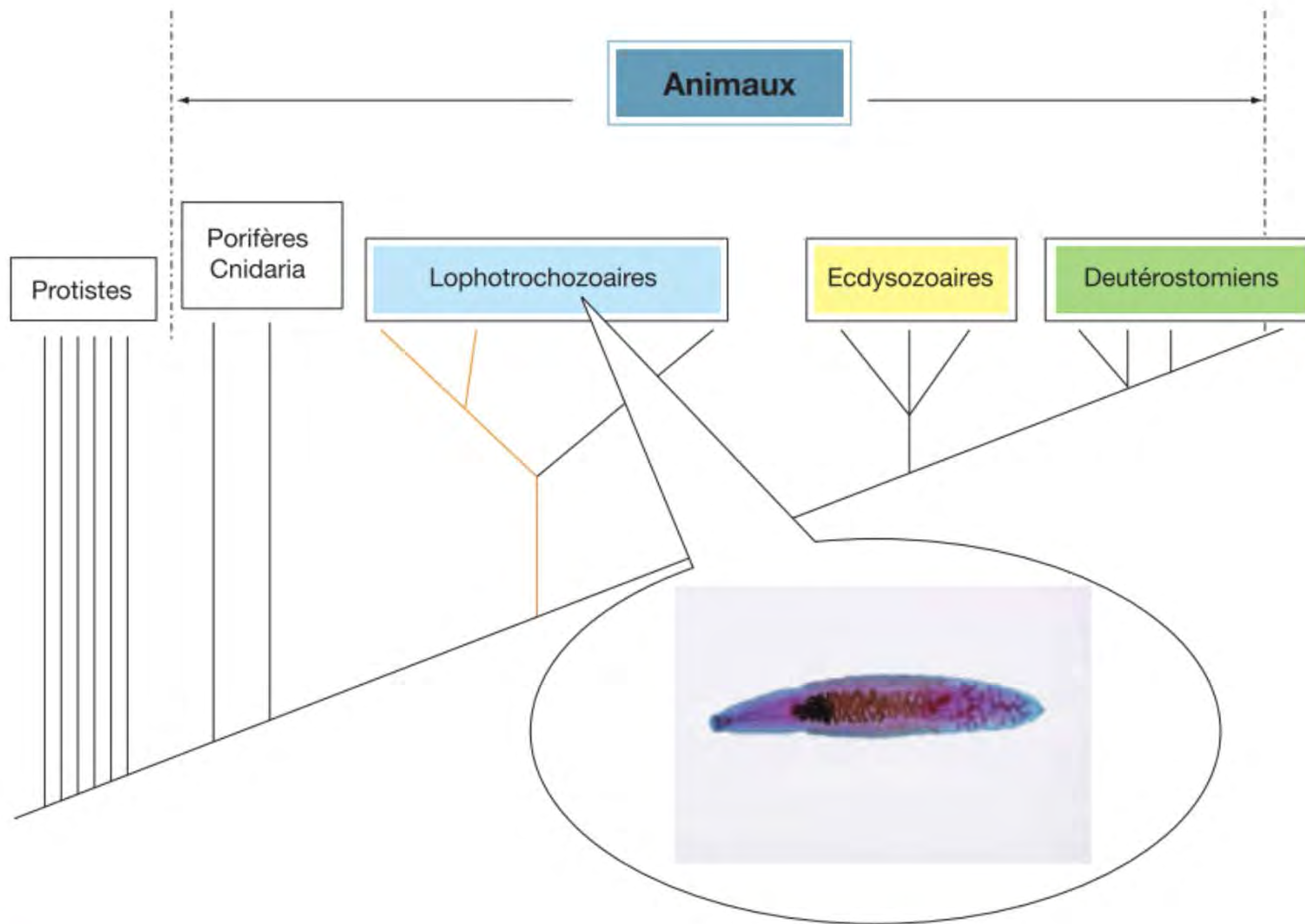



**FIGURE 10.1**

**Phyla des Acœlomates.** Comme cela a été discuté précédemment, les bilatériens sont traditionnellement classés en fonction de la présence ou non du cœlome : acœlomates, pseudocœlomates et cœlomates. Bien que des études récentes indiquent que les états acœlomate et pseudocœlomate ont évolué de multiples fois, nous garderons les regroupements traditionnels pour discuter de leur biologie. Nous ciblons notre discussion sur l'organisation acœlomate des phyla de lophotrochozoaires (représentés en orange) : Acœlomorphes, Plathelminthes, Némertiens, Gastrotriches et Cycliophores. Les rotifères et les acanthocéphales, lophotrochozoaires mais pseudocœlomates, sont traités dans le Chapitre 13. Dans l'insert est montré un Plathelminthe, la douve orientale du foie *Clonorchis sinensis*.



**FIGURE 10.2**

**Les vers plats : Animaux à systèmes d'organes primitifs.** Le ver plat tigré (*Prostheceraeus bellustriatus*) montre des rayures brillantes et une symétrie bilatérale. Ce ver plat habite les eaux chaudes et peu profondes autour des îles Hawaii et a environ 25 mm de long.

Les relations évolutives entre le phylum des Platyhelminthes, le plus important, et les autres phyla sont controversées. Une interprétation est que le plan d'organisation du corps triploblastique acœlomate est intermédiaire entre l'organisation biradiaire, diploblastique et l'état triploblastique cœlomate. Les vers plats représenteraient alors une branche évolutive à part, issue d'un hypothétique ancêtre triploblastique acœlomate. L'évolution à partir d'ancêtres à symétrie radiaire aurait eu comme point de départ un stade larvaire qui serait devenu sexuellement mature. Cette acquisition, à un stade larvaire, porte le nom de paedomorphose (Gr. *pais*, enfant + *morphe*, forme). C'est un phénomène qui est intervenu plusieurs fois au cours de l'évolution.

D'autres zoologistes admettent plutôt que l'état triploblastique acœlomate dérive d'un ancêtre bilatérien. Des acœlomates primitifs, comparables aux vers plats, auraient alors précédé les phyla d'animaux radiaires et le plan d'organisation radiaire et diploblastique serait une acquisition secondaire.

La découverte récente d'un petit groupe de vers (les Lobatocercebridés, des Annélides) qui ont à la fois des caractères de platyhelminthes et d'Annélides (lesquels sont des animaux cœlomates, comme le ver de terre par exemple) suggère que l'état acœlomate est une acquisition secondaire. Dans ce cas, les vers plats constitueraient une branche latérale dans laquelle la cavité du corps aurait été perdue (Figure 10.2).

## Synthèse de la section 10.1

Les cinq phyla que couvre ce chapitre sont des animaux à symétrie bilatérale, triploblastiques et acœlomates. Ils sont classés parmi les lophotrochozoaires sur la base de similarités dans les gènes d'ARN ribosomal. La paedomorphose est l'acquisition de la maturité sexuelle par des organismes au stade larvaire.

***Si les rotifères et les acanthocéphales sont des lophotrochozoaires, pourquoi sont-ils traités avec les Aschelminthes? (voir Chapitre 13 N. d. T.)***

# 10.2 Phylum des Acœlomorphes

## Compétences à acquérir

1. Citer les trois caractéristiques des acœlomorphes

Les acœlomorphes sont des vers plats de petite taille (moins de 5 mm de longueur), à symétrie bilatérale, triploblastiques et dépourvus d'appendices (Figure 10.3). La plupart des espèces mènent une vie libre, dans les sédiments marins ; quelques-unes sont des symbiontes et d'autres des parasites. Le groupe renferme environ 350 espèces.

Certains aceolomorphes ont un épiderme cellulaire et cilié ainsi qu'une cavité gastrovasculaire réduite (bouche, pharynx et intestin en forme de sac). Les cellules musculaires mésodermiques différencient des fibres longitudinales, circulaires et diagonales. Certains se reproduisent selon le mode asexué, par fragmentation ; d'autres sont monoïques, ont des gonades développées et pratiquent la fécondation interne. Il n'y a pas d'appareil excréteur et d'appareil respiratoire. Le système nerveux comprend des nerfs à disposition radiale. Les organes sensoriels sont représentés par des statocystes (organes de l'équilibre) et des ocelles. Des preuves récentes d'ordre moléculaire et morphologique suggèrent que les acœlomorphes ont divergé très tôt au cours de l'évolution des métazoaires bilatériens.

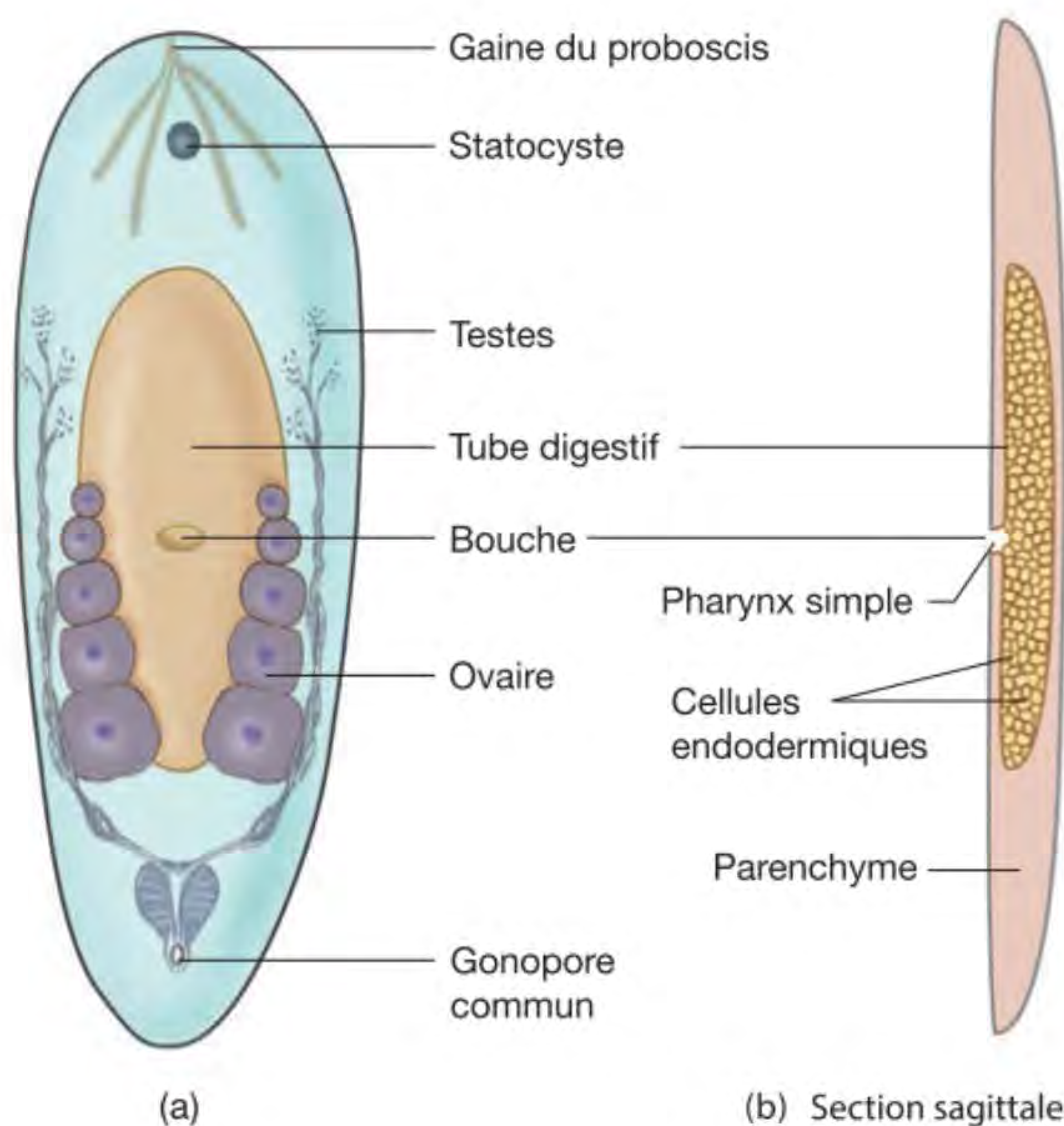



**FIGURE 10.3**

**Phylum des Acœlomorphes.** (*a*) Un dessin montrant l'anatomie générale et (*b*) une section sagittale montrant la cavité digestive remplie de cellules endodermiques.

## Synthèse section 10.2

Les acœlomorphes sont caractérisés par une symétrie bilatérale, une organisation triploblastique et l'absence d'appendices.

***Qu'indiquent les données moléculaires récentes sur l'évolution des acœlomorphes ?***

# 10.3 Phylum des Platyhelminthes : les vers plats sont des acœlomates pourvus de cavités gastrovasculaires

## Compétences à acquérir

1. Décrire les fonctions du parenchyme trouvé chez les membres de ce phylum.
2. Expliquer pourquoi les monogènes sont-ils ainsi appelés ?
3. Identifier les différents stades du cycle de vie d'un schistosome.

Le phylum des Platyhelminthes (Gr. *platys*, plat + *helmins*, ver) comprend environ 34 000 espèces. Actuellement, toutefois, il n'y a pas de caractères uniques et spécifiques (synapomorphies) permettant de le définir. Leur taille varie de 1 mm à 25 m (*Taeniarhynchus saginatus ; voir Figure 10.19*) de long. Les tissus mésodermiques comprennent un tissu lâche appelé **parenchyme** (Gr. *parenk*, rien ne peut traverser) qui remplit les espaces situés entre les tissus plus spécialisés, les organes et la paroi du corps. Selon les espèces, le parenchyme peut être un support squelettique, un site de stockage des nutriments, intervenir dans la motilité, être une réserve de cellules de régénération, assurer le transport de matière, établir un lien structural avec d'autres tissus, intervenir dans la morphogenèse, le stockage d'oxygène, avoir encore d'autres rôles non identifiés. C'est le premier phylum traité dans lequel le niveau d'organisation se situe à l'échelle des organes – un pas évolutif significatif par rapport au niveau tissulaire. Le phylum est divisé en quatre classes (Tableau 10.1) : (1) les Turbellariés sont représentés par des animaux menant une vie libre alors que (2) les Monogènes, (3) les Trématodes et (4) les Cestoïdes, ne comprennent que des formes parasites.

Les caractéristiques principales de ces animaux sont :

1. Généralement aplatis dorsoventralement, triploblastiques, acœlomates et à symétrie bilatérale ;
2. Vers non segmentés (les Cestoïdes ont un strobile) ;

**TABLEAU 10.1**
**Classification des Plathelminthes**

**Phylum des Plathelminthes**
Vers plats ; acœlomates bilatériens. Plus de 34 000 espèces.

**Classe des Turbellariés***
La plupart menant une vie libre et aquatique ; surface externe généralement ciliée ; prédateurs ; possèdent un proboscis exertile, des glandes frontales et beaucoup de glandes muqueuses ; principalement hermaphrodites. *Convoluta*, *Notoplana*, *Dugesia*. Plus de 3 000 espèces.

**Classe des Monogènes**
Les douves monogénétiques ; principalement ectoparasites de vertébrés (généralement les poissons ; occasionnellement les tortues, les grenouilles) et d'invertébrés (copépodes, calmars) ; une forme du cycle de vie dans un hôte seulement ; portent un opisthaptor. *Disocotyle*, *Gyrodactylus*, *Polystoma*. Environ 1 100 espèces.

**Classe des Trématodes**
Les douves au sens large ; sont tous parasites ; plusieurs systèmes de crampons présents ; cycles de vie compliqués impliquant reproduction sexuée et reproduction asexuée. Plus de 10 000 espèces.

**Sous-classe des Aspidogastres (= Aspidobothrea)**
Principalement endoparasites de mollusques ; possèdent un grand opisthaptor ; la plupart n'ont pas de ventouse orale. *Aspidogaster*, *Cotylaspis*, *Multicotyl*. Environ 32 espèces.

**Sous-classe des Digéniens**
Adultes endoparasites des vertébrés ; cycle de vie avec au moins deux différentes formes dans deux hôtes ou plus ; ont une ventouse orale et un acétabulum. *Schistosoma*, *Fasciola*, *Clonorchis*. Environ 1 350 espèces.

**Classe des Cestoïdes**
Tous parasites et dépourvus de tractus digestif ; ont un grand potentiel de reproduction ; ténias. Environ 3 500 espèces.

**Sous-classe des Cestodaires**
Corps non divisé en proglottis ; larves dans les crustacés, adultes dans les poissons. *Amphilina*, *Gyrocotyle*. Environ 15 espèces.

**Sous-classe des Eucestodes**
Les vrais ténias ; corps divisé en scolex, cou et strobile ; strobile composé de beaucoup de proglottis ; systèmes génitaux mâle et femelle dans chaque proglottis ; adultes dans le tube digestif des vertébrés. *Protocephalus*, *Taenia*, *Echinococcus*, *Taeniarhynchus* ; *Diphyllobothrium*. Environ 1 000 espèces.

* Dans quelques ouvrages courants, la classe des Turbellariés a été abandonnée en tant que catégorie taxonomique formelle. Ceci est en rapport avec les résultats des études ultrastructurales et des analyses cladistiques. Il y a aussi une incertitude sur les relations entre les autres groupes de plathelminthes. En l'absence de confirmations et de stabilisation de la classification, nous préférons conserver la classification ancienne et plus simple.

3. Un tube digestif généralement présent, mais incomplet ; les Cestoïdes en sont dépourvus ;
4. Quelque peu céphalisés avec des ganglions cérébroïdes antérieurs ;
5. Des protonéphridies comme organes d'excrétion et d'osmorégulation ;
6. La plupart sont monoïques avec des systèmes reproducteurs complexes ;
7. En plus des ganglions cérébroïdes, le système nerveux comprend des cordons nerveux longitudinaux reliés par des nerfs transversaux (N. d. T. des commissures) et localisés dans le mésenchyme.

## Classe des Turbellariés : les vers plats qui mènent une vie libre

Les turbellariés (L. *turbellae*, agitation + *aria*, comme) habitent sur le fond d'environnements d'eau douce et marin où ils glissent sur les pierres, le sable ou la végétation. Leur nom fait référence à la turbulence que les battements de leurs cils créent dans l'eau. À peu près 3 000 espèces sont décrites. Ce sont des prédateurs et des nécrophages (*voir Aperçus évolutifs, page 180*). Les quelques espèces terrestres vivent dans les régions tropicales et subtropicales humides. Bien que la plupart des Turbellariés aient moins de 1 cm de long, les formes terrestres tropicales peuvent atteindre 60 cm de long. La coloration est le plus souvent dans les nuances de noir, brun et gris, mais certains groupes ont des couleurs vives.

### *La paroi du corps*

Comme chez les Cnidaires, les dérivés ectodermiques comprennent un épiderme qui est directement au contact de l'environnement (Figure 10.4). Certaines cellules épidermiques sont ciliées, d'autres portent des microvillosités. Une membrane basale faite de tissu conjonctif sépare l'épiderme des tissus d'origine mésodermique. Une couche de cellules musculaires circulaires qui surmonte une couche interne de muscles longitudinaux est située sous l'épiderme. D'autres muscles sont disposés dorsoventralement et obliquement entre les surfaces dorsale et ventrale. Entre la musculature longitudinale et le gastroderme se trouvent les cellules organisées du parenchyme.

La couche tissulaire la plus interne est le gastroderme d'origine endodermique. C'est une couche simple de cellules qui limite la cavité digestive. Le gastroderme sécrète les enzymes digestives et absorbe les produits terminaux de la digestion.

La surface ventrale de la paroi renferme plusieurs types de cellules glandulaires d'origine ectodermique. Les **Rhabdites** sont des cellules en forme de bâtonnets qui gonflent et forment une gaine de mucus autour du corps, protégeant contre l'attaque d'un prédateur ou contre la dessiccation (N. d. T. Les rhabdites sont des corpuscules



## Comment savons-nous que les mouvements musculaires dans une planaire sont plus importants que les mouvements ciliaires ?

Les zoologistes ont testé l'importance relative des cils et des muscles dans la locomotion d'une planaire. Si les cils sont paralysés en traitant l'animal avec du chlorure de lithium, la locomotion se poursuit. Si les muscles sont paralysés en mettant l'animal en présence de chlorure de magnésium, la locomotion s'arrête.

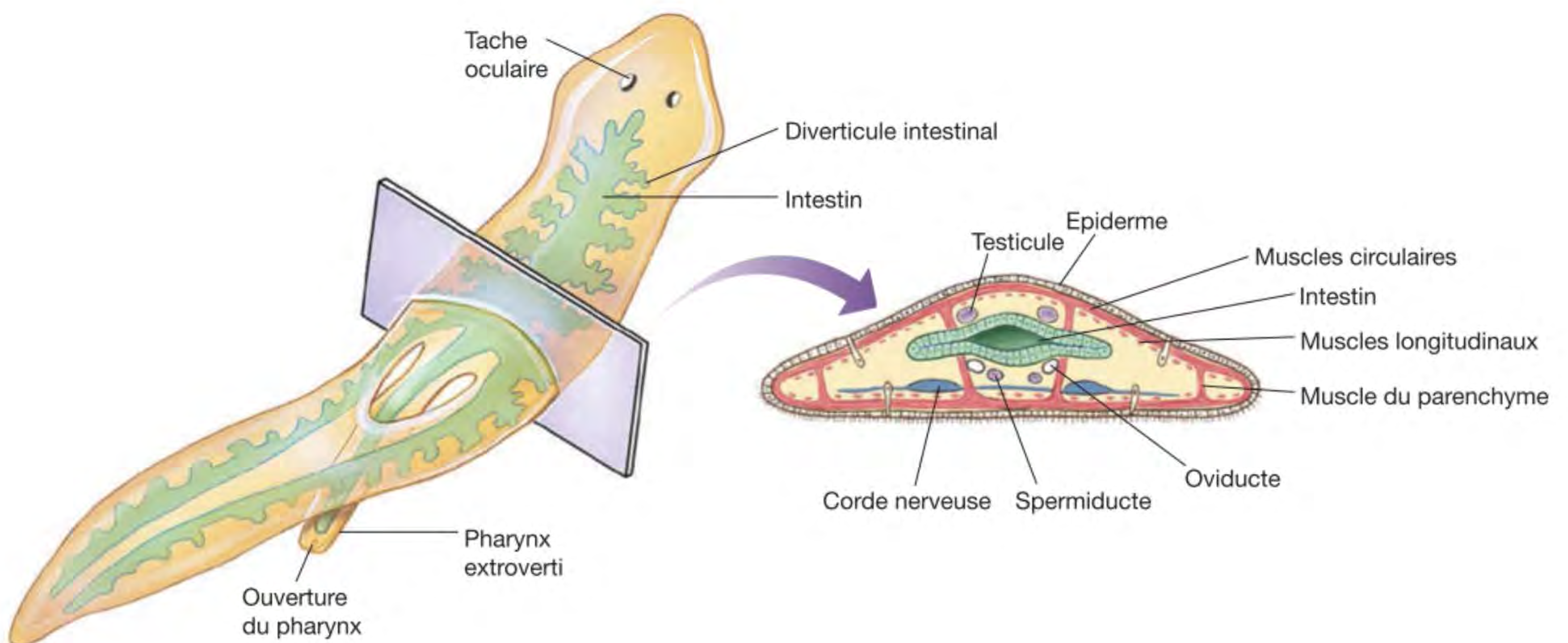



**FIGURE 10.4**

**Phylum des Plathelminthes : Classe des Turbellariés.** Section transversale d'un turbellarié sexuellement mature (la planaire *Dugesia*) montrant les relations entre les différentes structures du corps.

en bâtonnets élaborés par les cellules à rhabdites). Des **glandes adhésives** s'ouvrent au niveau de la surface épithéliale et produisent une substance chimique qui permet une fixation localisée et momentanée sur le substrat. Des **glandes de libération** sécrètent une substance qui dissout la précédente et provoque le détachement.

### Locomotion

Les Turbellariés furent les premiers animaux bilatériens à apparaître. Ce type de symétrie caractérise les animaux actifs qui se déplacent d'un point à un autre. Ils utilisent à la fois leur ciliature et les ondulations de leur corps provoquées par la contraction des muscles. Dans le mouvement, l'activité des muscles est prédominante. Leur disposition a été précisée. Les muscles verticaux et obliques permettent des mouvements de flexion et des contorsions. (Il faut également noter que les muscles dorsoventraux sont essentiels pour maintenir l'aplatissement du corps d'une façon générale. L'aplatissement est un élément important qui favorise la diffusion depuis la surface, de l'oxygène et son acheminement à pression convenable vers les tissus et l'élimination des produits de déchets.) En se déplaçant les turbellariés déposent une couche de mucus qui aide à l'adhérence et permet aux cils d'exercer une traction. La densité des cils de la face ventrale et l'aplatissement du corps optimisent l'efficacité de la locomotion. Tous les mouvements résultent de la mise en jeu de deux mécanismes : (1) Le glissement est à la fois musculaire et ciliaire. (2) Les mouvements rapides de la tête vers l'arrière qui propulsent l'animal vers l'avant, sont entièrement musculaires.

### Digestion et nutrition

Certains Turbellariés marins n'ont pas la cavité digestive qui caractérise tous les autres (Figure 10.5*a*). Cette cavité aveugle est de forme variable, depuis la chambre simple, non ramifiée (Figure 10.5*b*) jusqu'à un système très ramifié de tubes digestifs

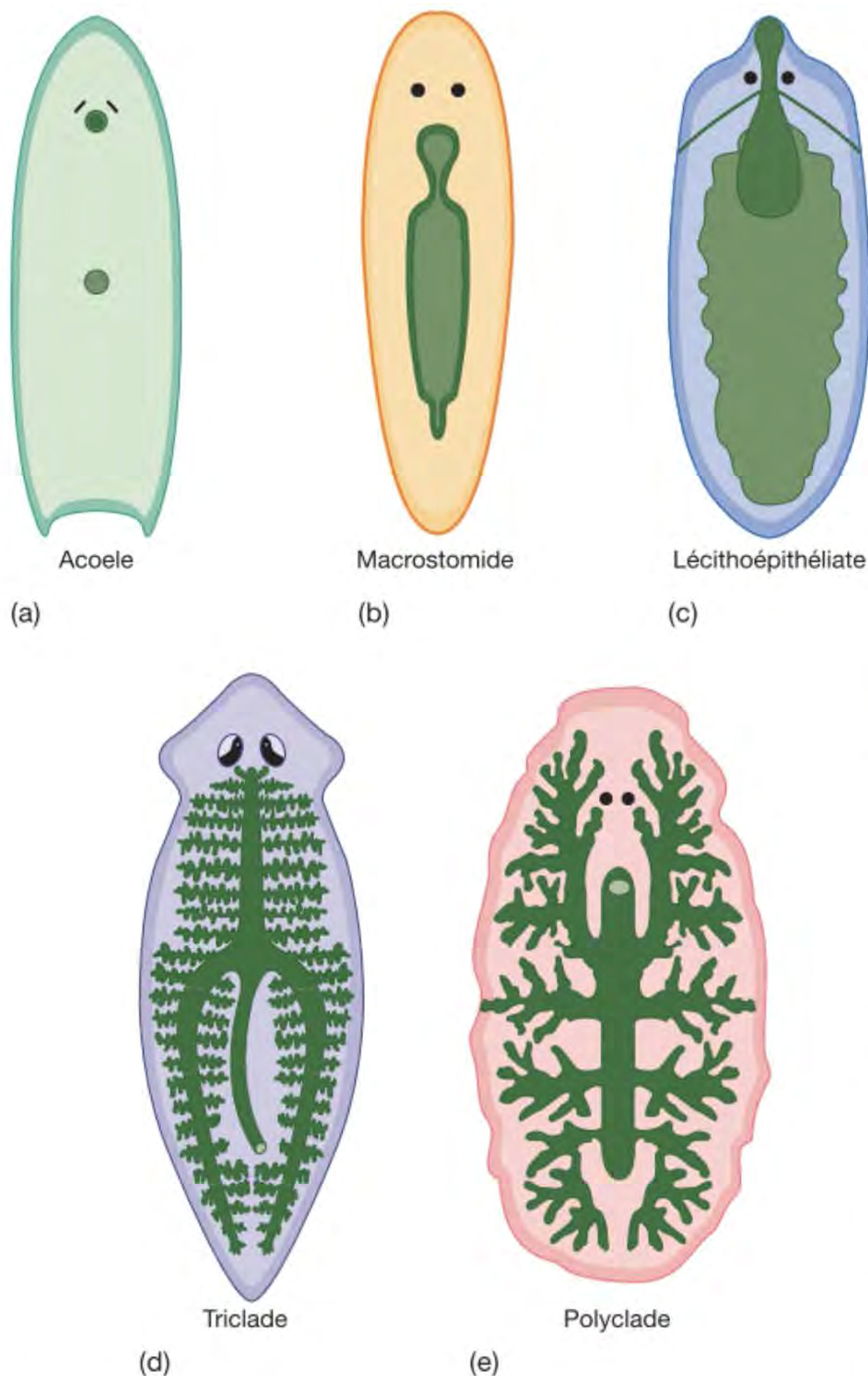



**FIGURE 10.5**

**Systèmes digestifs de quelques ordres de Turbellariés.** (*a*) Pas de pharynx ou de cavité digestive. (*b*) Un pharynx simple et une cavité digestive rectiligne. (*c*) Un pharynx simple et une cavité digestive non ramifiée. (*d*) Une cavité digestive ramifiée. (*e*) Une cavité digestive très ramifiée dont les branches atteignent presque toutes les parties du corps.

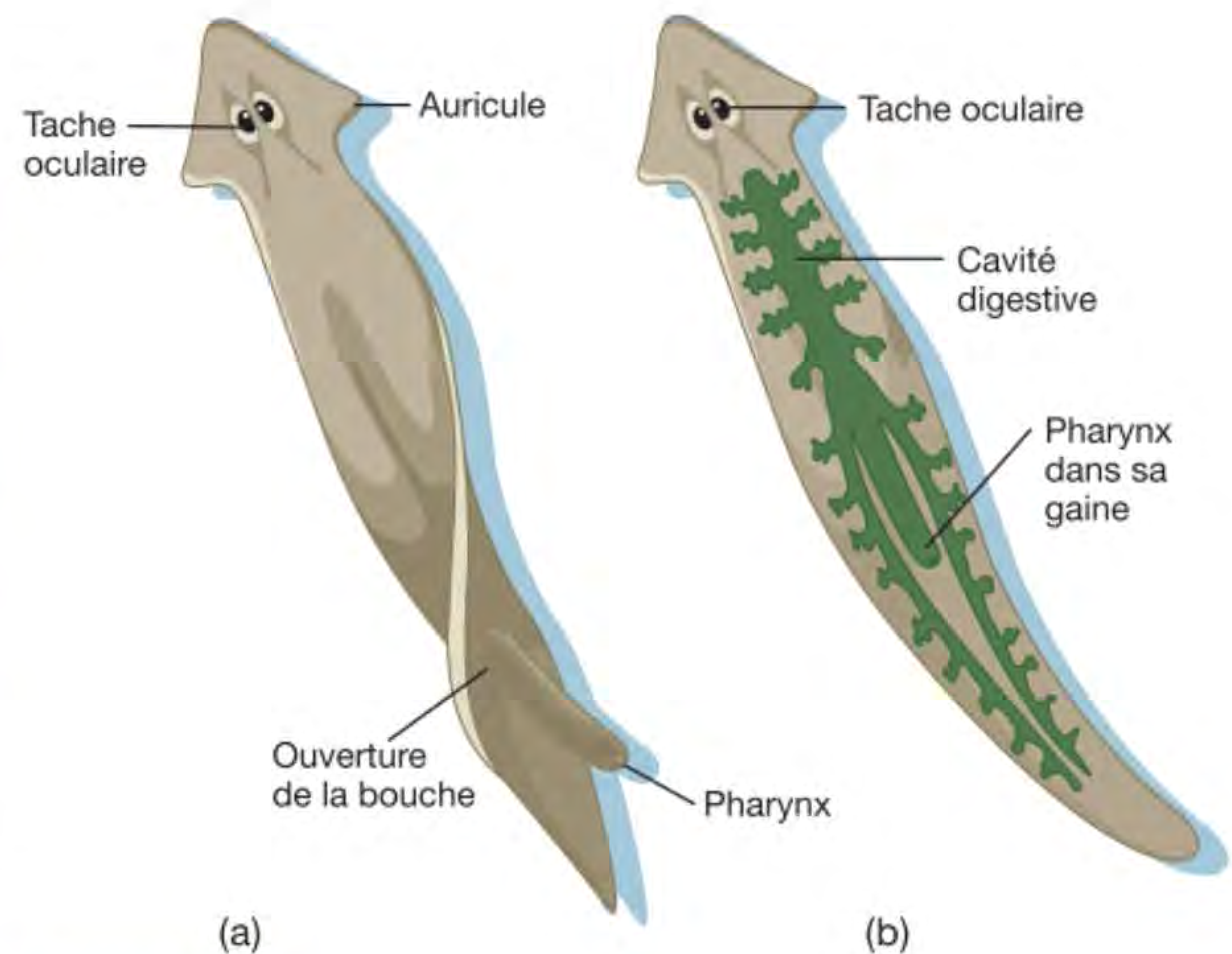



**FIGURE 10.6**

**Le pharynx des Turbellariés.** Une planaire avec le pharynx (*a*) extroverti dans la position de prise de nourriture et (*b*) rétracté à l'intérieur de la gaine.

(Figure 10.5*d*, *e*). D'autres Turbellariés ont un tractus digestif qui est lobé (Figure 10.5*c*). Sur un plan évolutif, les systèmes digestifs très ramifiés présentent un avantage dans le sens où le gastroderme est plus étroitement associé aux sites de digestion et d'absorption, réduisant d'autant la distance que les nutriments doivent parcourir par diffusion. C'est un aspect qui prend toute son importance chez les Turbellariés de grande taille, compensant partiellement l'absence de système circulatoire.

Le pharynx fonctionne comme un organe d'ingestion. Sa structure est variable : simple tube cilié ou organe complexe richement musculaire. Dans ce cas, son extrémité libre se tient au repos dans une gaine pharyngienne et peut être projetée hors de la bouche pour la prise de nourriture (Figure 10.6).

La plupart des Turbellariés, comme les planaires communes, sont carnivores et se nourrissent de petits invertébrés vivants ou fouillent les cadavres d'animaux de grande taille ; quelques-uns sont herbivores et se nourrissent d'algues qu'ils raclent sur les cailloux. Des cellules sensorielles (chémorécepteurs) en position céphalique permettent la détection de la nourriture à des distances élevées.

La digestion est partiellement extracellulaire. Des glandes pharyngiennes sécrètent des enzymes qui fractionnent la nourriture en petites particules. Dans la cavité digestive, des cellules phagocytaires les internalisent et la dégradation est complétée dans des vésicules.

## *Les échanges avec l'environnement*

Les Turbellariés n'ont pas d'organes respiratoires ; les gaz respiratoires ($CO_2$ et $O_2$) sont échangés par diffusion à travers la paroi du corps. La plupart des déchets du métabolisme (l'ammoniac par exemple) sont aussi éliminés par diffusion.

Dans un environnement marin, les invertébrés sont généralement en équilibre osmotique avec le milieu. En eau douce, par contre, ils sont hyperosmotiques et doivent donc réguler la concentration osmotique (eau et ions) de leurs tissus. L'évolution de structures impliquées dans l'osmorégulation, sous la forme de protonéphridies, a permis aux Turbellariés d'envahir le milieu dulcicole.

Les **protonéphridies** (Gr. *protos*, premier + *nephros*, rein) sont des réseaux de fins tubules qui courent sur toute la longueur du corps, de chaque côté (Figure 10.7*a*). De nombreuses branches latérales des tubules, fines et courtes, ont leur extrémité élargie coiffée par une cellule d'origine parenchymateuse appelée **cellule-flamme** (Figure 10.7*b*). Ces cellules (ainsi nommées car ressemblant, chez l'organisme vivant, à des chandelles de bougies) portent des cils qui se projettent dans la lumière du tubule. La paroi du tubule, autour de la cellule-flamme, est perforée. Le battement des cils entraîne le fluide en aval dans le tubule et crée une dépression qui aspire le liquide extracellulaire au travers des fenestrations du tubule. Les tubules s'ouvrent à l'extérieur par un minuscule orifice, le **néphridiopore**.

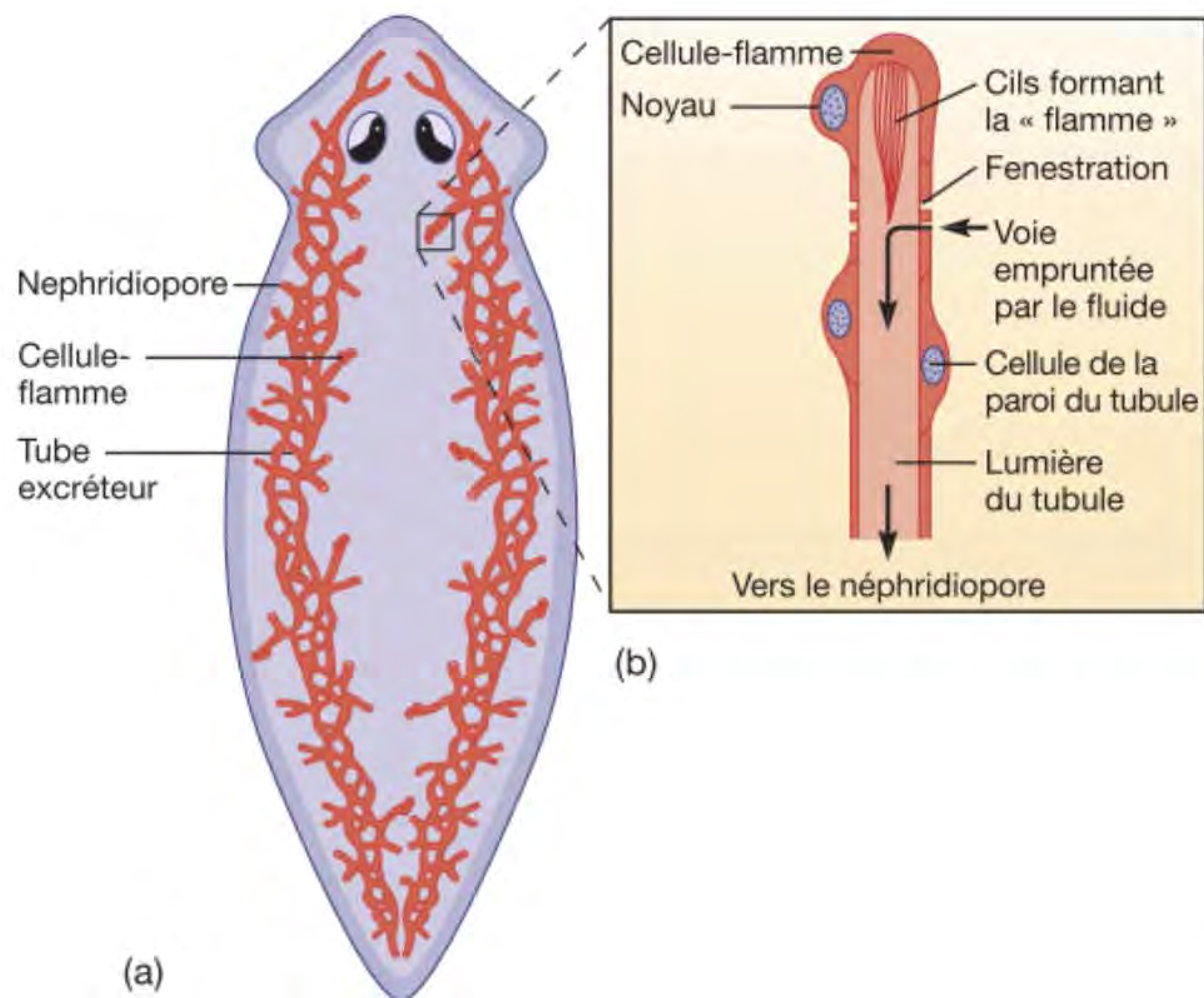



**FIGURE 10.7**

**Système protonéphridial d'un Turbellarié.** (*a*) Le système protonéphridial s'étend dans le parenchyme et comprend un réseau de fins tubules qui courent sur toute la longueur de l'animal, de chaque côté, et s'ouvre à la surface par de minuscules néphridiopores. (*b*) De fines ramifications dans le parenchyme s'élargissent en cellules-flammes. Les flèches noires indiquent le sens du mouvement du fluide.

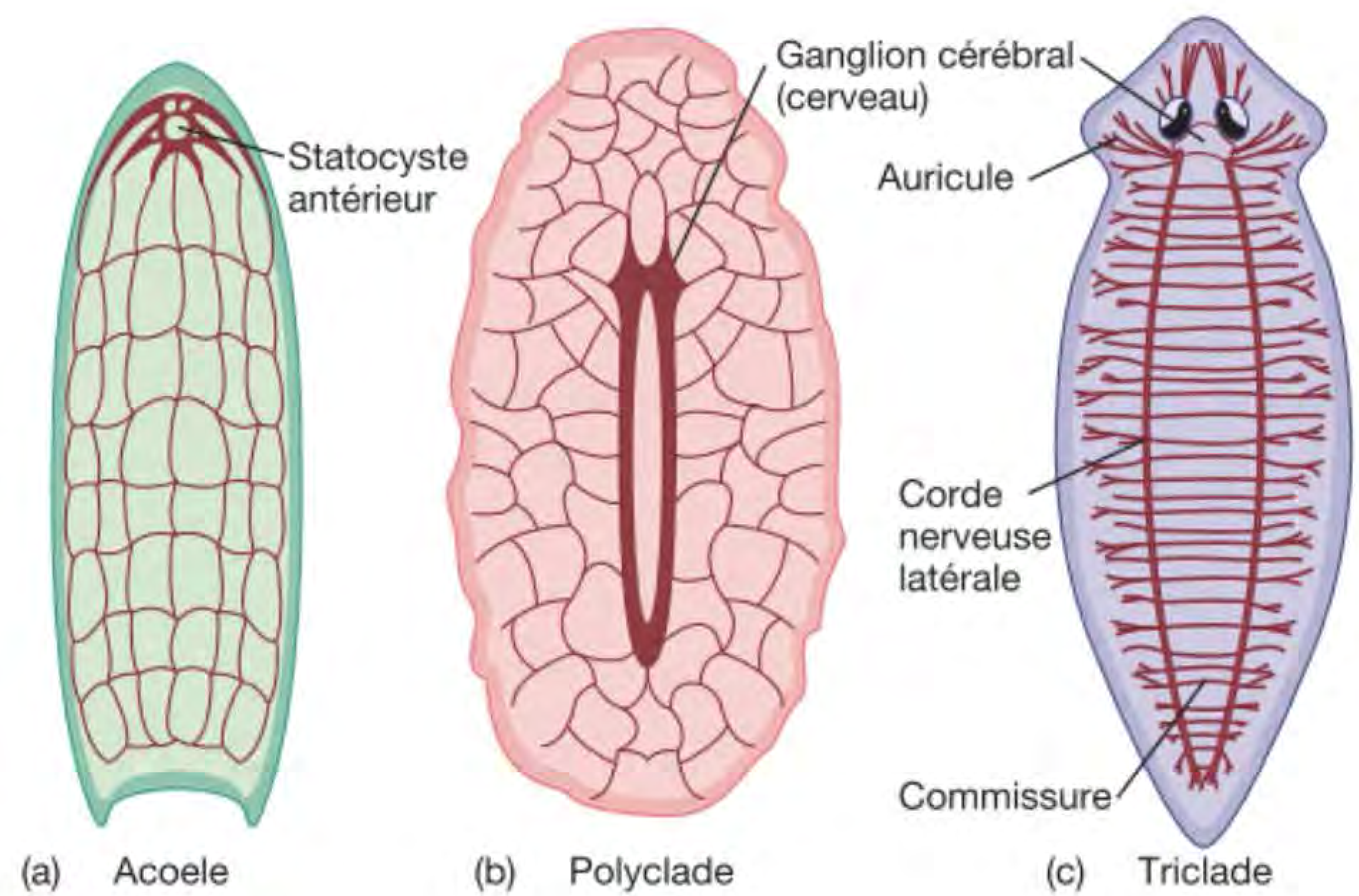



**FIGURE 10.8**

**Systèmes nerveux de trois ordres de Turbellariés.** (*a*) *Convoluta* a un réseau nerveux avec un statocyste. (*b*) Le réseau nerveux d'un turbellarié de l'ordre des Polyclades a un ganglion cérébral et deux cordes nerveuses latérales. (*c*) Le ganglion cérébral et les cordes nerveuses de la planaire *Dugesia*.

## *Système nerveux et organes sensoriels*

Le type le plus primitif de système nerveux est celui de l'ordre des Acœles (exemple, *Convoluta spp*) et se présente sous la forme d'un plexus nerveux sous-épidermique (Figure 10.8*a*). Il ressemble au réseau nerveux des cnidaires. Un statocyste à l'extrémité antérieure fonctionne comme un mécanorécepteur (récepteur excité par la pression) qui détecte la position du corps par rapport à la direction de la gravité. Certains Turbellariés ont un système nerveux plus centralisé avec des ganglions cérébroïdes (Figure 10.8*b*). Le système nerveux de la plupart des autres Turbellariés, comme la planaire *Dugesia*, comprend un réseau nerveux sous-épidermique et plusieurs paires de cordons nerveux longitudinaux (Figure 10.8*c*). Les cordons nerveux sont reliés transversalement par des commissures. La disposition est telle que l'ensemble du système nerveux adopte la forme d'une échelle. Les neurones appartiennent à trois catégories : neurones sensoriels (qui acheminent les influx vers le cerveau primitif), neurones moteurs (qui les en éloignent et les acheminent vers les tissus) et neurones d'association. Cette diversification est un important pas évolutif. Antérieurement, le tissu nerveux se condense en une paire de ganglions cérébraux constituant un cerveau primitif.

Les Turbellariés répondent à une grande variété de stimuli en provenance du milieu extérieur. Beaucoup de cellules sensorielles et tactiles, réparties sur tout le corps, sont sensibles au toucher, aux courants d'eau et aux substances chimiques. Les **auricules** (lobes sensoriels) sont des évaginations latérales de la région céphalique (Figure 10.8*c*). Des chémorécepteurs qui permettent de détecter la nourriture y sont regroupés de façon particulièrement dense.

Beaucoup de Turbellariés ont deux taches oculaires appelées **ocelles**. Elles orientent l'animal en direction de la lumière ou, au contraire, l'en éloignent (beaucoup de Turbellariés ont un phototactisme négatif). Chaque ocelle est une dépression en forme de cupule tapissée de pigment noir et renferme les terminaisons photoréceptrices de neurones connectés à un ganglion cérébral.

## *Reproduction et développement*

Les Turbellariés se reproduisent asexuellement par fission transversale. La fission débute par une constriction en arrière du pharynx (Figure 10.9). Les deux animaux (ou plus de deux) qui en résultent sont des **zooides** (Gr. *zoon*, être vivant ou animal) et régénèrent les parties manquantes après s'être séparés. Parfois les zooides restent

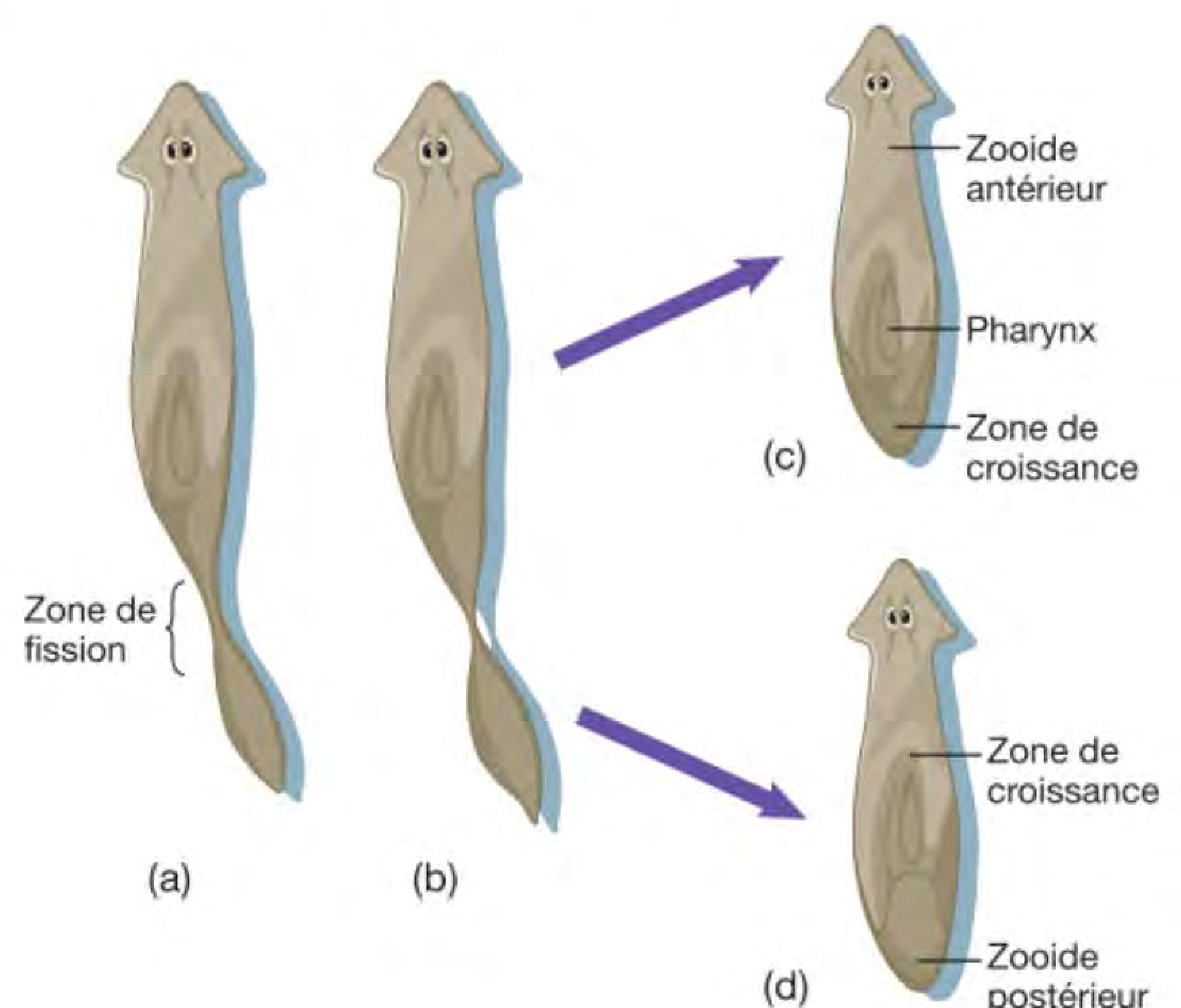



**FIGURE 10.9**

**Reproduction asexuée chez un Turbellarié.** (*a*) Juste avant la division et (*b*) juste après. Le zooide postérieur développe rapidement une tête, un pharynx et d'autres structures. (*c*, *d*) Développement ultérieur.

attachés jusqu'à ce qu'ils se soient complètement développés puis se détachent et deviennent indépendants.

Les Turbellariés sont monoïques et les organes reproducteurs sont d'origine mésodermique et se différencient dans le parenchyme. Les testicules sont nombreux, alignés de chaque côté du corps. Les spermiductes (canaux déférents) conduisent à une vésicule séminale (organe de stockage des spermatozoïdes) et à un pénis protrusible (Figure 10.10) logé dans une chambre génitale.

Les ovaires sont au nombre d'une ou de plusieurs paires. Les oviductes aboutissent à la chambre génitale qui s'ouvre à l'extérieur par un pore génital.

Bien que monoïques, l'échange réciproque de sperme est la règle. La fécondation croisée maintient ainsi une grande diversité génétique. Durant l'acte, le pénis de chaque individu est introduit dans le sac copulateur du partenaire. Après l'accouplement, les spermatozoïdes se dirigent vers la chambre génitale puis, par les oviductes, gagnent les ovaires où se déroule la fécondation. Le vitellus peut être directement incorporé dans l'œuf en cours de formation ou des cellules vitellines, produites par les glandes vitellogènes, se déposent autour du zygote lors de sa descente dans les voies génitales.

Les œufs sont déposés, inclus ou non, dans une masse de consistance gélatineuse. Une capsule résistante, le **cocon** (L. *cocoon*, coquille d'œuf) enferme plusieurs œufs. Les cocons sont attachés au substrat par un pédoncule et contiennent donc plusieurs embryons. Ils sont de deux sortes. Les cocons d'été éclosent en deux ou trois semaines et libèrent des juvéniles, immatures. Les capsules d'automne ont une paroi plus épaisse, résistent à la gelée, à la dessiccation et éclosent après la période hivernale.

Le développement de beaucoup de Turbellariés est direct avec des changements graduels des embryons aux adultes. Quelques autres ont un développement indirect avec un stade larvaire libre et nageur connu sous le nom de **larve de Müller**. Elle est pourvue d'expansions ciliées utilisées pour le déplacement et la prise de nourriture. Elle se fixe éventuellement au substrat et se métamorphose.

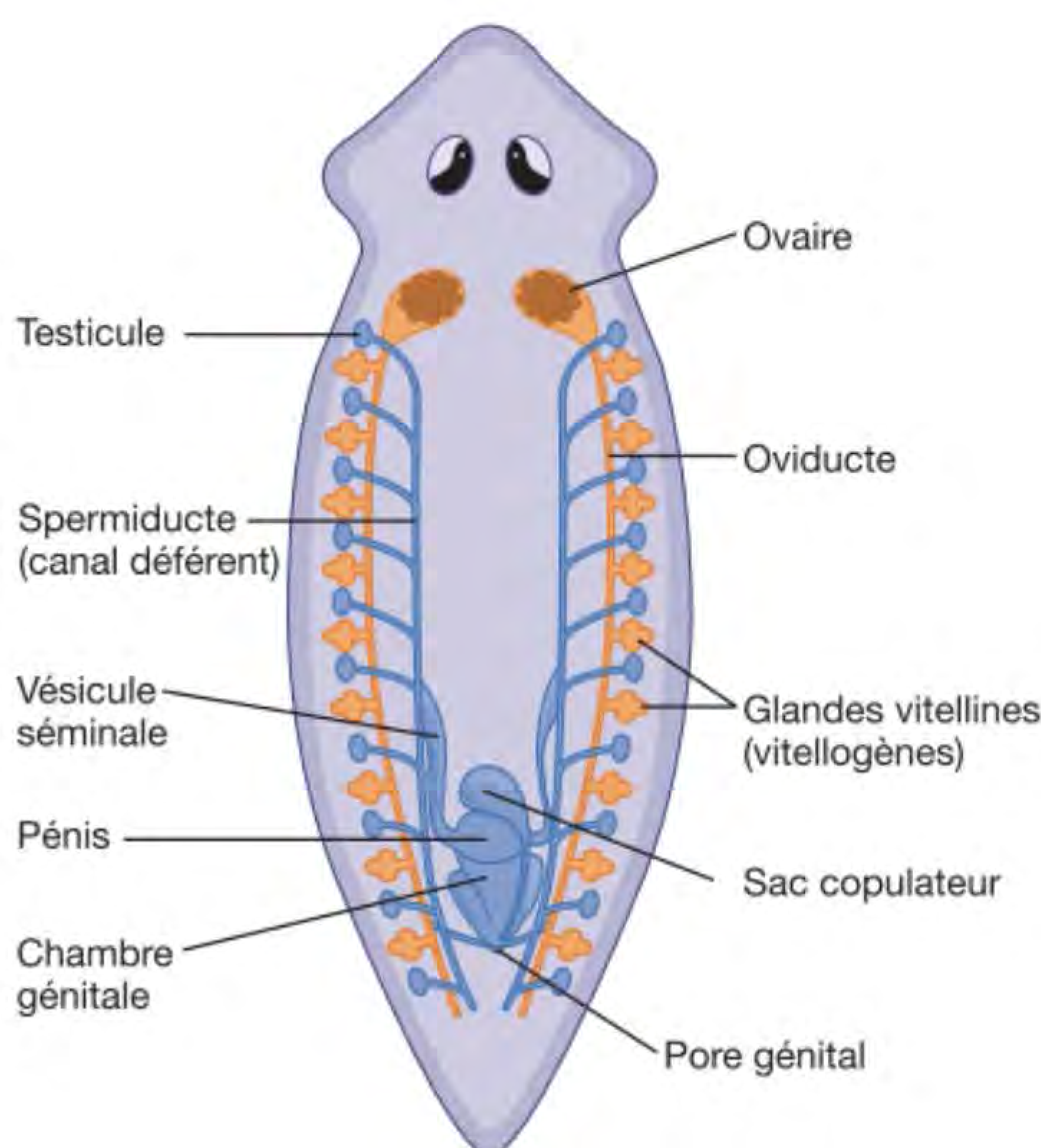



**FIGURE 10.10**

**Système reproducteur d'un Turbellarié Triclade.** Noter qu'un individu a les organes reproducteurs mâle et femelle.

## Classe des Monogènes

Les membres de cette classe ont un cycle de vie qui comporte une seule génération : l'adulte se développe à partir d'un œuf (N. d. T. Il n'y a pas deux phases de reproduction, une phase sexuée et une phase asexuée). Les monogènes sont principalement des parasites externes (ectoparasites) de poissons d'eau douce ou marins, sur les filaments branchiaux desquels ils se fixent et se nourrissent de cellules épithéliales, de mucus ou de sang. L'attachement est assuré par un organe postérieur spécialisé, l'opisthaptor (Figure 10.11). Les adultes produisent et libèrent des œufs qui s'attachent aux branchies par des filaments rigides. Éventuellement, une larve ciliée, appelée **oncomiracidium**, éclôt, nage vers un autre poisson auquel elle s'attache par son opisthaptor puis se développe en adulte. Bien que les monogènes aient été traditionnellement mis avec les trématodes, certains arguments structuraux et chimiques laissent supposer qu'ils sont plus apparentés aux cestodes qu'aux trématodes.

## Classe des trématodes

Les quelques 10 000 espèces de parasites appartenant à la classe des trématodes (Gr. *trematodes*, forme perforée) sont collectivement appelées **douves**, en raison de leur forme aplatie et large. Pratiquement toutes les formes adultes sont parasites des vertébrés alors que les stades immatures sont trouvés chez les vertébrés et les invertébrés ou enkystés sur les plantes. Beaucoup d'espèces ont une grande importance économique et médicale.

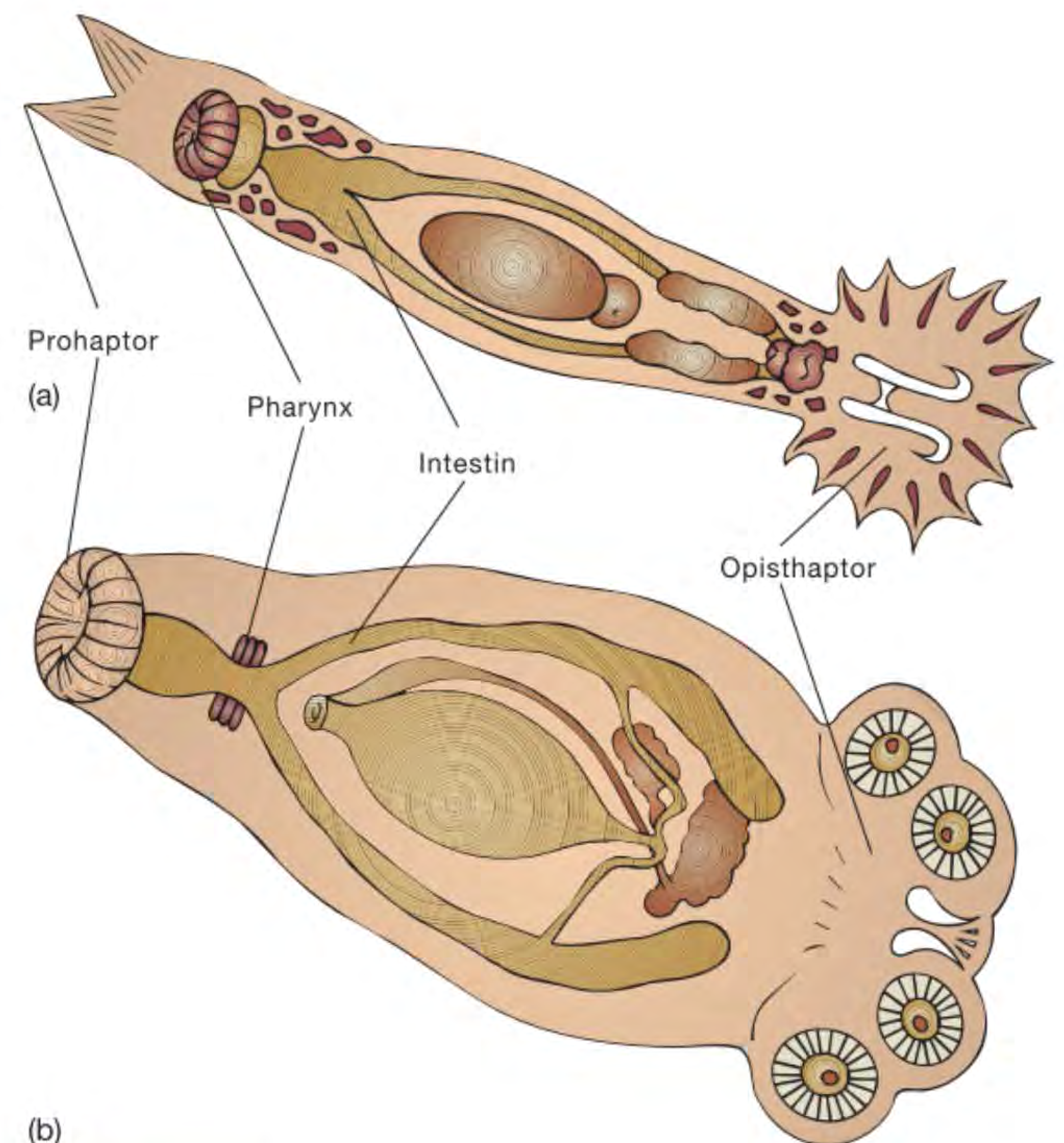



**FIGURE 10.11**

**Classe des Monogènes.** Deux monogènes. (*a*) *Gyrodactylus*. (*b*) *Sphyranura*. Noter les opisthaptors au moyen desquels ces ectoparasites se fixent aux branchies de leurs hôtes poissons. Ces deux monogènes ont environ 1 cm de long.

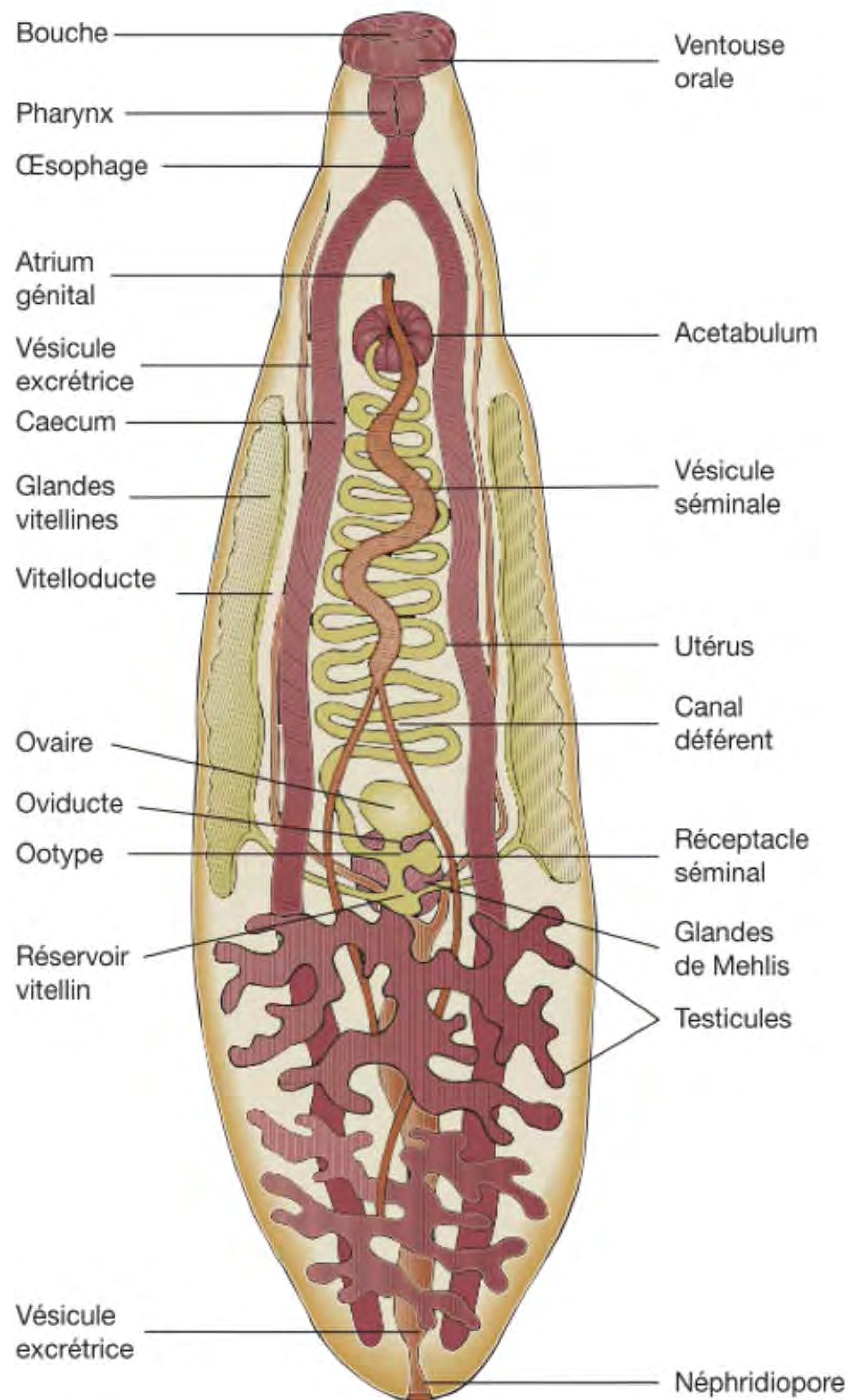



**FIGURE 10.12**

**Organisation générale d'une douve (Trématode digénien).** Noter la place très importante qu'occupent les organes de la reproduction. Les glandes de Mehlis sont un élément caractéristique de l'appareil génital de la femelle ; leur fonction est incertaine.

Les douves ont une forme aplatie, ovale ou allongée, de moins de 1 mm de long jusqu'à 6 cm (Figure 10.12). Elles se nourrissent de cellules ou de fragments cellulaires de l'hôte. Le tractus digestif comprend une bouche qui s'ouvre dans un pharynx musculaire et pompeur puis deux caeca (singulier, caecum), poches allongées, aveugles, plus ou moins ramifiées. Certaines douves absorbent en plus des nutriments par diffusion au travers de leur tégument.

La structure de la paroi du corps est identique chez toutes les douves et représente une adaptation évolutive au mode de vie parasitaire. La couche externe est appelée **tégument** (Figure 10.13). C'est un syncytium (cellules fusionnées). La région la plus superficielle, purement organique, composée de protéines et de glucides, est le glycalyx. Il favorise le transport des nutriments, des déchets et des gaz et protège l'animal contre les enzymes et la réponse immunitaire engagée par l'hôte. Le glycocalyx est hérissé de microvillosités qui, en augmentant la surface membranaire, optimisent le passage des nutriments. Les corps cytoplasmiques qui renferment les noyaux et les autres organites, se situent sous la membrane basale et sont en relation par des ponts cytoplasmiques étroits avec le glycocalyx.

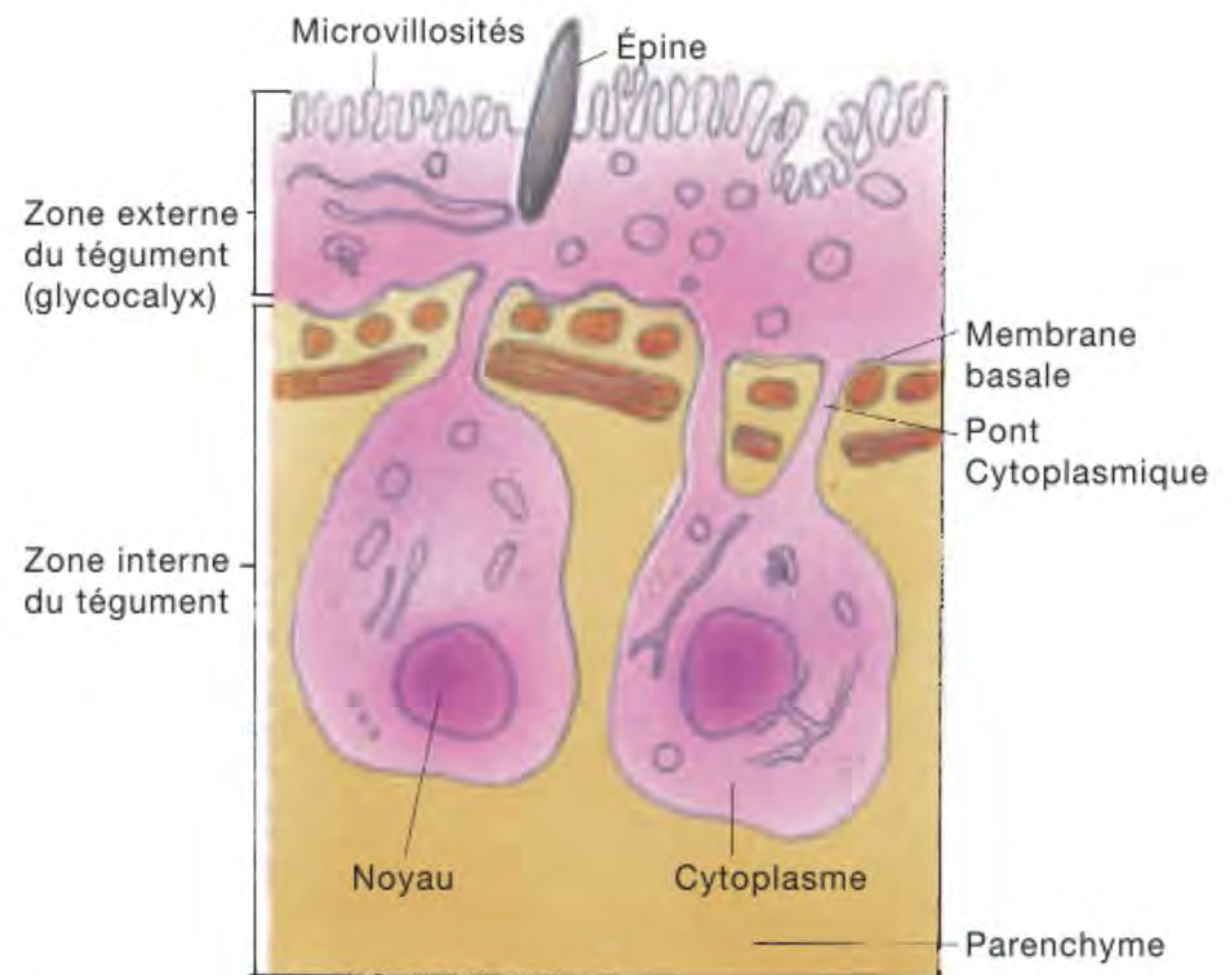



**FIGURE 10.13**

**Tégument du Trématode.** La structure fine du tégument d'une douve. Le tégument est une adaptation évolutive très efficace dans l'absorption des nutriments et la protection.

## *Sous-classe des Aspidogastres*

C'est un petit groupe de douves dont certaines sont parasites internes (endoparasites) de mollusques. Un organe crampon ou **opisthaptor** de grande taille, ovale, s'étend sur toute la face ventrale de l'animal. C'est une caractéristique de tous les membres de cette sous-classe (Figure 10.14). C'est un organe qui adhère de façon extrêmement forte et qui est subdivisé par des stries ou des septa. La ventouse orale qui entoure généralement la bouche des trématodes, est absente. Le cycle de vie implique un hôte (un mollusque) ou

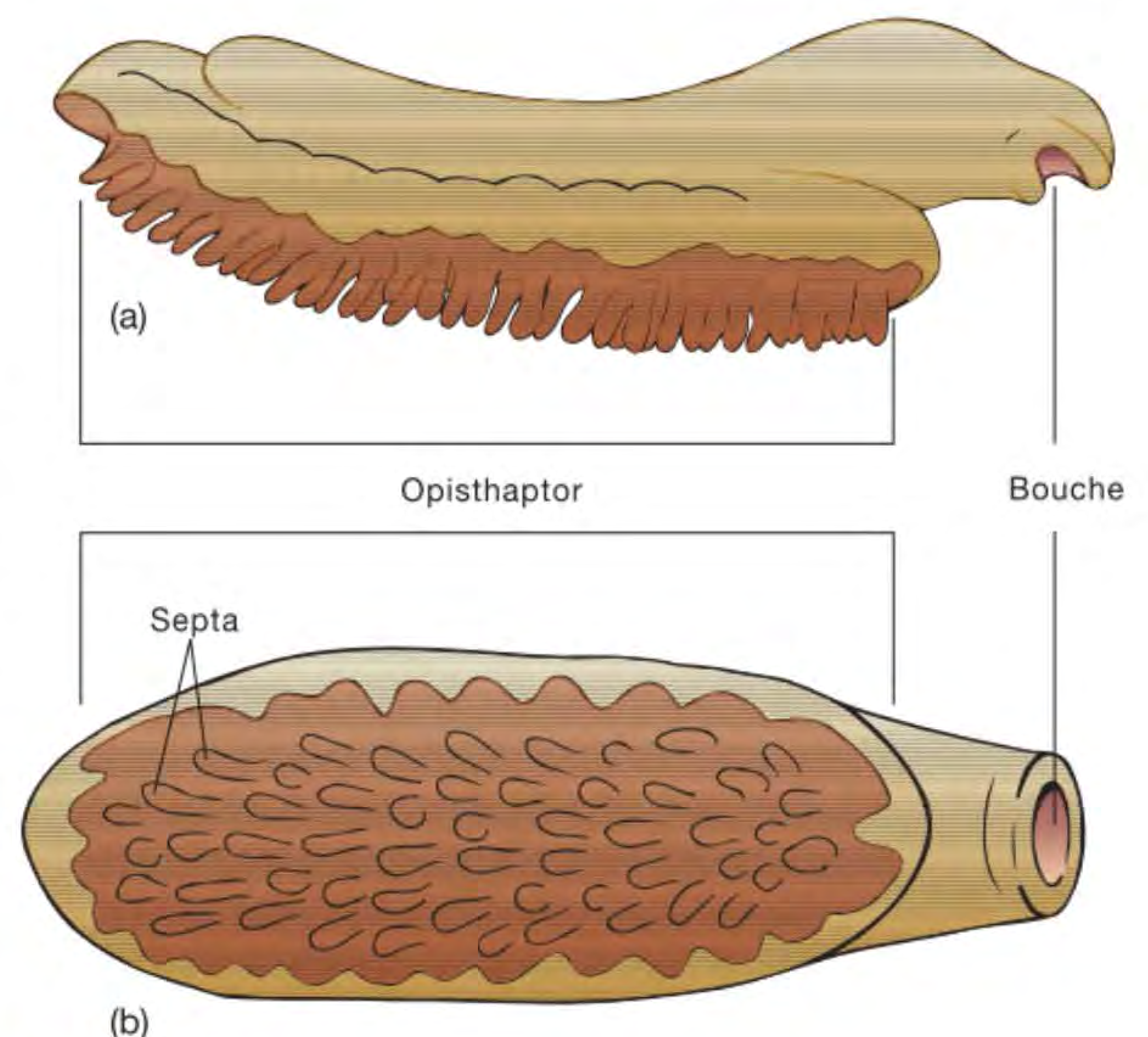



**FIGURE 10.14**

**Classe des Trématodes : sous-classe des Aspidogastres.** Une douve aspidogastre représentative. (*a*) vue latérale et (*b*) vue ventrale montrant l'opisthaptor de grande taille et les septa. Cette douve a environ 3 mm de long.

deux. Dans ce cas, l'hôte définitif est un vertébré (poisson ou tortue) qui se contamine en ingérant un mollusque qui contient des formes immatures.

## *Sous-classe des Digéniens*

La majorité des douves fait partie de la sous-classe des Digéniens (Gr. *di*, deux + *genea*, naissance). Deux formes différentes, au moins, se succèdent dans leur cycle de vie : une forme adulte et un ou plusieurs stades larvaires – caractéristique à l'origine du nom de la sous-classe – (N. d. T. En fait, Digénien veut dire plus précisément : alternance de deux générations, une sexuée et une asexuée). Le déroulement de leur cycle requiert donc la présence d'au moins deux hôtes. Ces animaux ont les cycles de vie les plus complexes du règne animal. Les adultes sont des endoparasites, localisés dans le sang, le tractus digestif, les conduits des organes digestifs et d'autres organes viscéraux d'une grande variété de vertébrés, hôtes définitifs ou terminaux. Le ou les hôtes intermédiaire(s) renferme(nt) les stades immatures, larvaires. Les organes adhésifs sont deux grandes ventouses. La ventouse antérieure ou **ventouse orale** entoure la bouche. L'autre ventouse ou **acetabulum**, est située en arrière, dans la région médiane du corps (*voir Figure 10.12*).

Les œufs sont ovales et habituellement fermés par un **opercule** (Figure 10.15*a*). Quand l'œuf entre en contact avec l'eau fraîche, l'opercule s'ouvre et une larve ciliée, le **miracidium** (pluriel, miracidia) s'en échappe (Figure 10.15*b*). Le miracidium nage jusqu'à ce qu'il rencontre un premier hôte intermédiaire (un escargot) vers lequel il est attiré par chimiotactisme. Une fois dans l'hôte, le miracidium perd sa ciliature et se transforme en **sporocyste** (Figure 10.15*c*). (De façon alternative, le miracidium peut rester dans l'œuf et éclot lorsque celui-ci est mangé par l'escargot). Les sporocystes ont la forme de sacs dans lesquels des cellules embryonnaires se développent et s'individualisent : soit des **sporocystes filles, soit des rédies** (Figure 10.15*d*). C'est un processus de reproduction asexuée qui correspond à la deuxième phase du cycle (N. d. T. confirmation de la précision précédente ; sporocystes et rédies constituent la deuxième génération du cycle). À partir d'un miracidium, des centaines de sporocystes fils et des centaines de rédies filles sont ainsi formées par reproduction asexuée. Dans chaque sporocyste fils ou chaque rédie des cellules embryonnaires édifient le dernier stade larvaire ou **cercaire** (Figure 10.15*e*). (Le phénomène porte le nom de polyembryonie. Il augmente les chances de rencontre avec l'hôte définitif.) (N. d. T. La polyembryonie est un processus de reproduction asexuée au même titre que les précédents. L'intercalation d'une ou de plusieurs générations issues d'un tel processus amplifie considérablement le nombre d'individus formés et, en dépit des pertes importantes qui interviendront ensuite, permettra au cycle d'être bouclé. C'est une stratégie parasitaire (une stratégie fondée sur la quantité des intermédiaires produits). La cercaire a un tractus digestif, deux ventouses et une queue. Les cercaires quittent l'escargot, nagent librement jusqu'à rencontrer un second hôte intermédiaire ou l'hôte définitif : vertébré, invertébré ou plante. La cercaire pénètre dans l'hôte et s'enkyste sous forme de **métacercaire** (Figure 10.15*f*). Quand l'hôte définitif ingère le second hôte intermédiaire la métacercaire se rompt et la cercaire se développe en une forme adulte (Figure 10.15*g*).

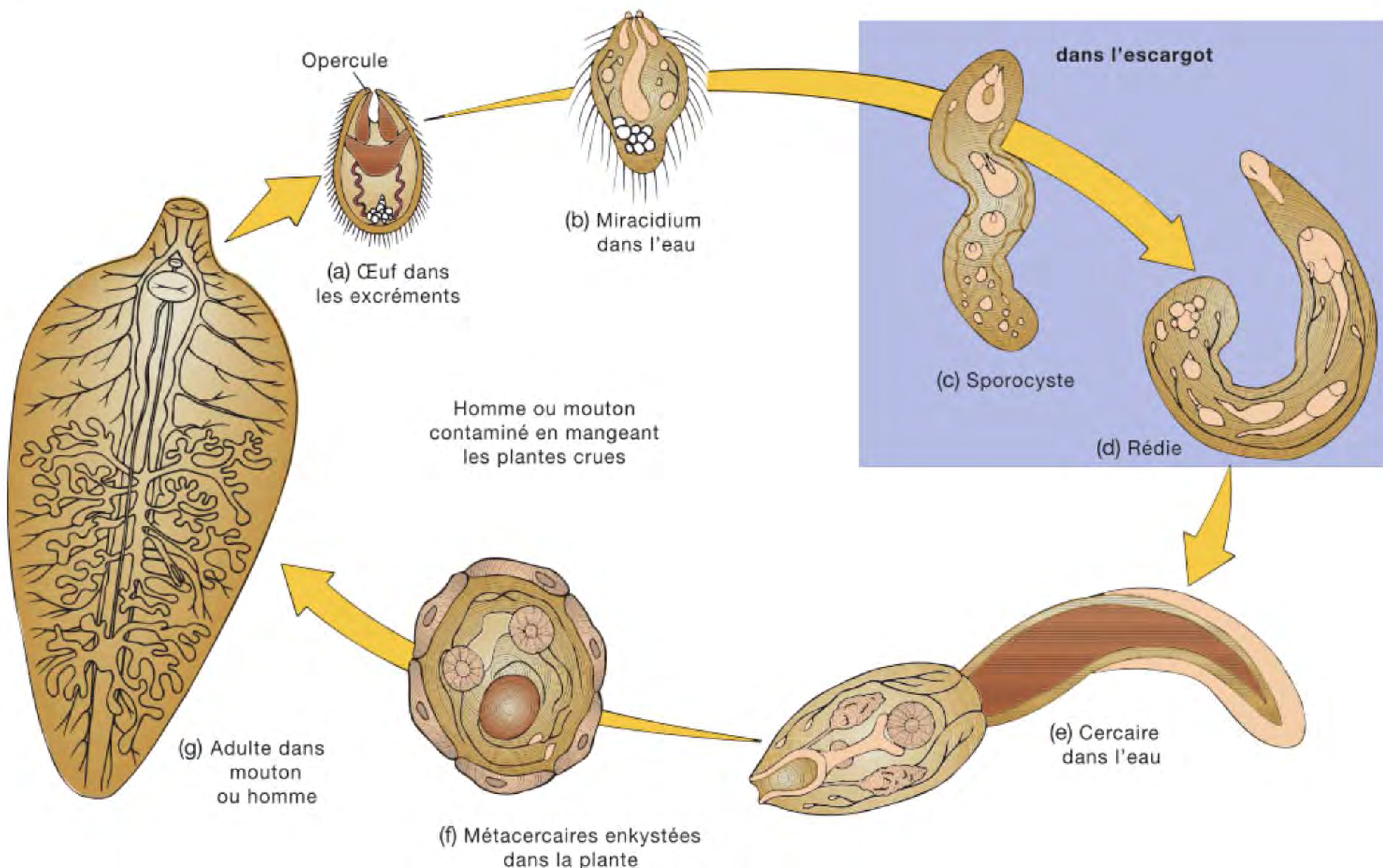



**FIGURE 10.15**

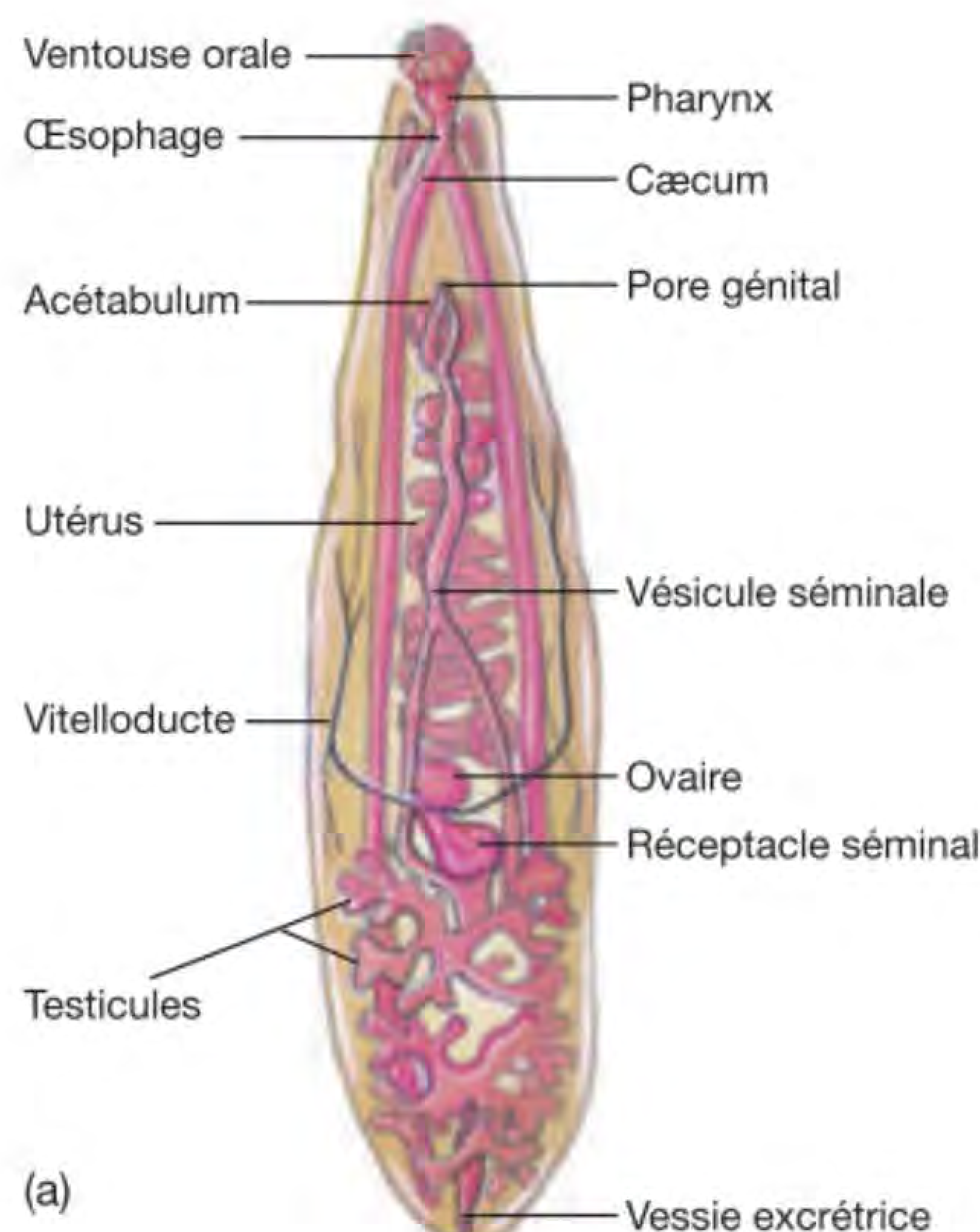
**Classe des Trématodes : Sous-classe des Digéniens.** Le cycle de vie du trématode digénien *Fasciola hepatica* (la douve commune du foie). L'adulte a environ 30 mm de long et 13 mm de large. La cercaire a 0,5 mm de long.

## *Quelques trématodes parasites importants de l'homme*

La douve du foie chinoise *Clonorchis sinensis* est un parasite commun de l'homme en Asie où plus de 30 millions de personnes sont infectées. L'adulte vit dans les canaux biliaires et se nourrit des cellules épithéliales et du sang (Figure 10.16*b*). Les adultes relâchent les œufs embryonnés dans le canal cholédoque et sont entraînés dans l'intestin et éliminés à l'extérieur avec les excréments (Figure 10.16*b*). Les miracidies sont libérées quand un escargot ingère les œufs. Le cycle se complète avec les stades sporocyste, rédie et cercaire. Dans l'eau les cercaires entrent en contact avec un poisson (second hôte intermédiaire). Ils traversent l'épiderme, perdent leur queue et s'enkystent. L'homme se contamine en mangeant du poisson cru ou peu cuit, mets délicat très apprécié dans les régions asiatiques et qui devient populaire dans le monde occidental (sushi, sashimi, ceviche par exemple).

*Fasciola hepatica* est la douve du foie du mouton (*voir Figure 10-15a-g*) parce qu'elle est commune dans les zones d'élevage ovin et a, pour hôte définitif, le mouton ou l'homme. Les adultes vivent dans les canaux biliaires. Les œufs empruntent la voie du canal cholédoque, arrivent dans l'intestin à partir duquel ils sont évacués. Les œufs éclosent et les miracidies pénètrent dans une espèce déterminée de gastéropode. Dans les tissus mous de celui-ci s'individualisent successivement les sporocystes, rédies et cercaires. Les cercaires émises s'enkystent sur la végétation aquatique. Les moutons ou d'autres animaux se parasitent quand ils récupèrent cette végétation. Les êtres humains se contaminent en mangeant du cresson.

Les schistosomes sont des parasites du sang qui ont un impact médical très important. Dans ce contexte ils se situent juste après le *Plasmodium*. Ils infectent plus de 200 millions de personnes à travers le monde et touchent particulièrement l'Afrique (*Schistosoma haematobium et S. mansoni*), l'Amérique du sud et l'Amérique centrale (*S. mansoni*) et l'Asie du sud-est (*S. japonicum*). Les vers adultes, dioïques (sexes séparés, mâles et femelles) vivent dans le circuit sanguin (Figure 10.17*a*). Le mâle est plus court, mais plus trapu que la femelle et les bords de son corps s'incurvent de manière à former une gouttière ventrale (schistosome signifie « corps plissé »). La femelle est longue et fine, transportée par le mâle dont elle occupe la gouttière (Figure 10.17*b*). La copulation est continue et la femelle produit des milliers d'œufs pendant sa durée de vie. Chaque œuf porte une épine qui lui permet de se frayer un chemin dans les tissus de l'hôte jusqu'à son élimination par les fèces ou l'urine (Figure 10.17*c*). Les œufs des schistosomes, contrairement à ceux des autres douves, n'ont pas d'opercule. Le miracidium s'échappe par une fente qui se forme lorsque l'œuf entre au contact de l'eau fraîche (Figure 10.17*d*). Il trouve l'hôte intermédiaire (un gastéropode) par chimiotaxie (Figure 10.17 e). Dans l'hôte, le cycle se poursuit avec les stades sporocystes, sporocystes fils et cercaires pourvues d'une queue fourchue (Figure 10.17*f*). Il n'y a pas de stade rédie. Les cercaires quittent l'escargot et traversent la peau de l'homme (Figure 10.17*g*). Des glandes antérieures, sécrétrices d'enzymes digestives, facilitent l'entrée. Une fois à l'intérieur de l'hôte, les cercaires perdent leur queue et se métamorphosent en adultes dans les veines intestinales. Le stade métacercaire est court-circuité.



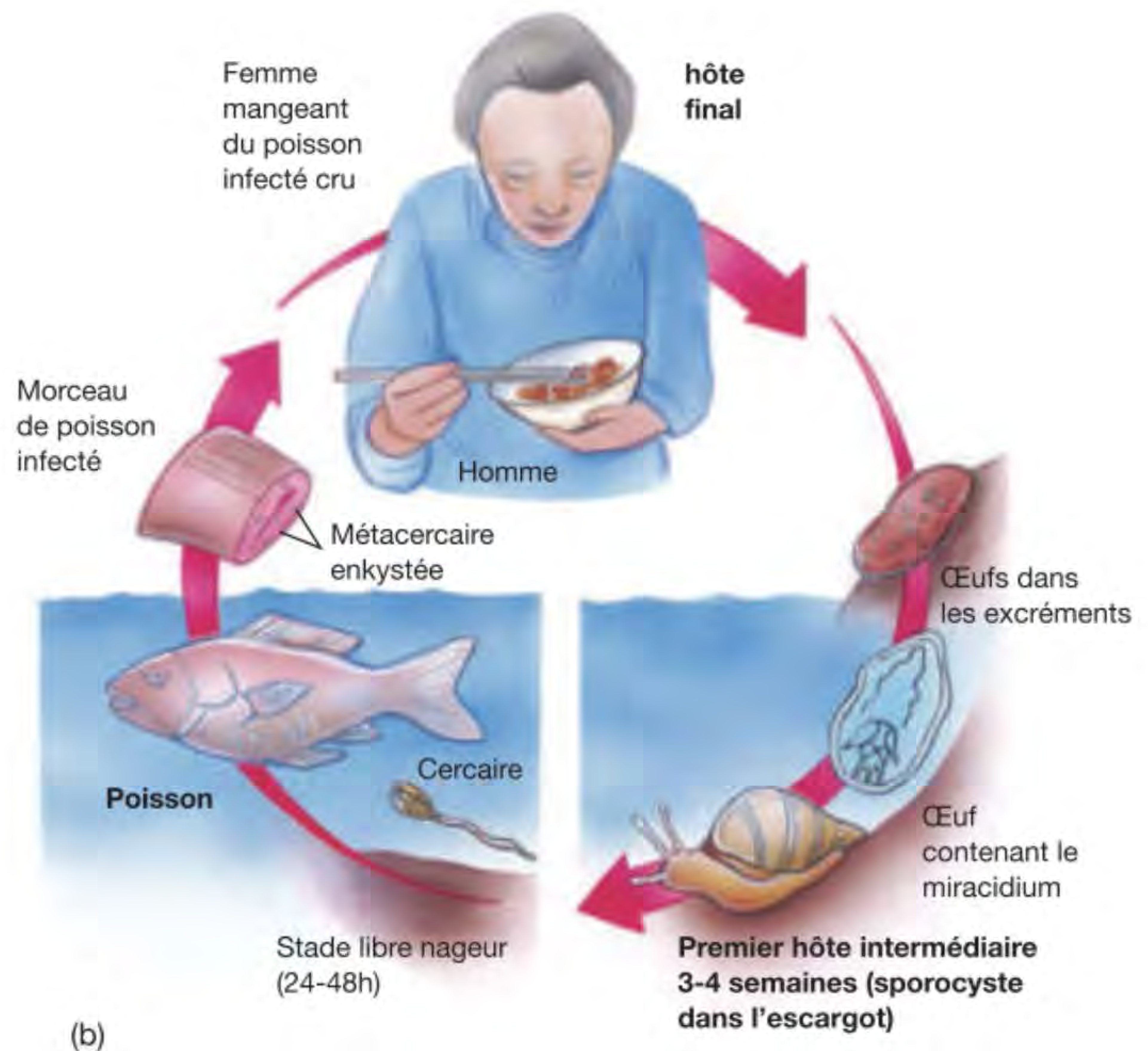




**FIGURE 10.16**

**Douve chinoise du foie *Clonorchis sinensis*.** (*a*) Vue dorsale. (*b*) Cycle de vie. Le ver adulte a de 10 à 25 mm de long et 1 à 5 mm de large.

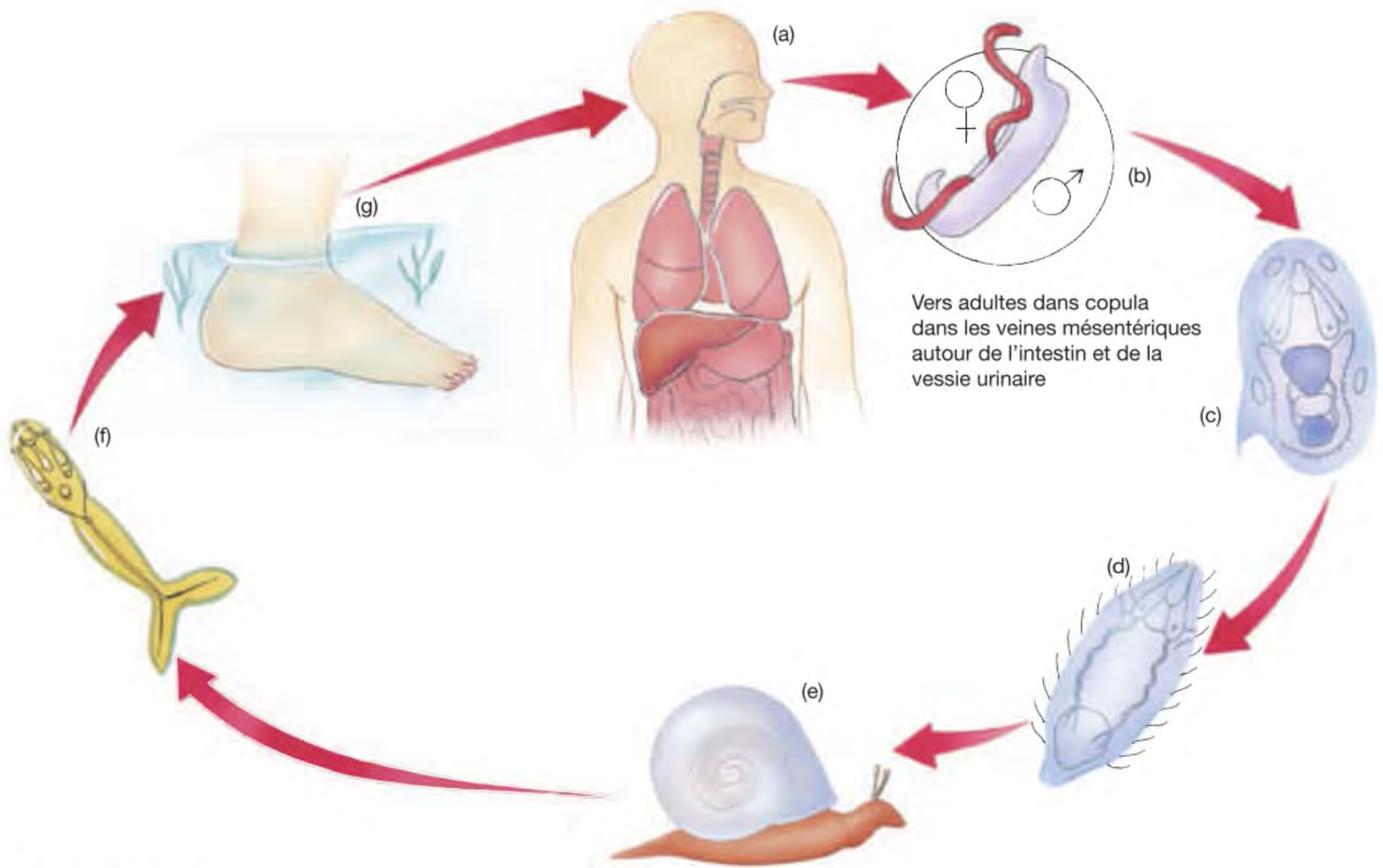



**FIGURE 10.17**

**Cycle de vie représentatif d'une douve Schistosome.** Le cycle commence dans un homme (*a*) quand la femelle de la douve dépose les œufs (*b*, *c*) dans la paroi fine des petits vaisseaux du gros ou du petit intestin (*S. mansoni* et *S. japonicum*) ou de la vessie urinaire (*S. haematobium*). Les sécrétions des œufs fragilisent les parois et les vaisseaux sanguins se rompent, libérant les œufs dans la lumière de l'intestin ou de la vessie. De là, les œufs quittent le corps. S'ils atteignent de l'eau douce, ils éclosent et libèrent une larve miracidium ciliée et nageuse (*d*). Un miracidium s'enfonce dans les tissus d'un escargot aquatique (*e*), perd ses cils et se transforme en sporocyste puis en sporocystes fils. Eventuellement, des cercaires à queue fourchue sont produites (*f*). Les cercaires quittent le mollusque et nagent activement. Si elles rencontrent la peau de l'homme (*g*), elles s'attachent et déversent des enzymes qui dégradent le tissu. Les larves pénètrent dans le corps et migrent dans le système circulatoire où elles maturent. Elles aboutissent dans les vaisseaux intestinaux ou vésicaux où se déroule la reproduction sexuée, point de départ d'un nouveau cycle. Les vers adultes ont 10 à 20 mm de long.

## Classe des Cestoïdes : les ténias

Les vers plats les plus hautement spécialisés sont membres de cette classe (Gr. *kestos*, ceinture + *eidos*, forme) et sont communément appelés ténias ou cestodes. On en connaît approximativement 3 500 espèces, toutes endoparasites et résidant dans le tube digestif des vertébrés. Les adultes sont dépourvus de pigment, sont donc blancs avec des tonalités de jaune ou de gris. Leur longueur varie de 1 mm à 25 mètres.

Deux adaptations au mode de vie parasitaire caractérisent les ténias : (1) Ils sont dépourvus de bouche et de tractus digestif à tous les stades de leur cycle ; ils absorbent directement les nutriments au niveau du tégument (N. d. T. Ce mode de nutrition porte le nom d'osmotrophie). (2) Le corps des adultes comprend une série d'éléments répétés ou **proglottis**. Chaque proglottis comprend un ou deux jeux complets de structures reproductrices.

Comme pour la plupart des endoparasites, les adultes vivent dans un environnement très stable. Le tractus intestinal des vertébrés présente peu de variations environnementales et vivre dans un tel milieu ne requiert pas une organisation structurale et physiologique complexe. La physiologie de l'hôte maintient l'homéostasie du parasite (constance interne). En s'adaptant à un environnement aussi spécialisé les ténias ont perdu des attributs structuraux que devaient posséder les turbellariés ancestraux. Les cestodes sont un remarquable exemple d'évolution simplificatrice et montrent que l'évolution ne s'accompagne pas toujours d'une complexité grandissante.

### *Sous-classe des Cestodaires*

Les représentants sont tous des endoparasites de l'intestin et du cœlome de poissons. Les zoologistes ont identifié 15 espèces environ. Les cestodaires partagent quelques caractères avec les trématodes digéniens comme la présence d'un jeu des deux types d'organes reproducteurs dans chaque animal, certains portent des ventouses et leur corps n'est pas divisé en proglottis comme les cestodes. Toutefois, l'absence de tractus digestif, la présence de stades larvaires similaires à ceux des cestodes et la présence de cellules

musculaires dans le parenchyme, suggèrent de fortes affinités phylogénétiques avec les autres cestodes.

## *Sous-classe des Eucestodes*

Ce sont les ténias vrais. Ils représentent le degré ultime de spécialisation de tous les animaux parasites. Le corps est divisé en trois régions (Figure 10.18*a*). À une extrémité est une structure de fixation appelée **scolex** qui comprend des ventouses circulaires ou en forme de feuilles et parfois un rostellum de crochets (Figure 10.18*b*). Par le scolex, le ténia s'ancre fortement à la paroi intestinale de son hôte vertébré. Il n'y a pas de bouche.

La deuxième région, rétrécie, est le cou et la troisième région, le **strobile** (Gr. *strobilus*, une série linéaire). Le strobile consiste en une série linéaire de proglottis dont la fonction primaire est d'être des unités reproductrices. Dans le ténia en croissance, de nouveaux proglottis sont ajoutés au niveau du cou et les proglottis plus âgés sont progressivement repoussés postérieurement. En même temps ils deviennent matures et commencent à produire des œufs. Ainsi, les proglottis antérieurs sont qualifiés d'immatures, ceux de la région moyenne du strobile sont matures et les proglottis les plus postérieurs, qui accumulent les œufs, sont gravides (L. *gravida*, lourd, chargé, plein).

La région externe de la paroi est un tégument dont la structure est identique à celle des trématodes (*voir Figure 10.13*). Il joue un rôle vital dans l'absorption des nutriments puisque les ténias n'ont pas de tube digestif. Il récupère même des enzymes de l'hôte pour faciliter la digestion.

À l'exception des systèmes reproducteurs, l'organisation structurale du corps est réduite et simplifiée. Le système nerveux comprend une paire de cordons nerveux latéraux qui émerge d'une masse nerveuse localisée dans le scolex et parcourt toute la longueur du strobile. Un système protonéphridial court également tout le long du corps (*voir Figure 10.7*).

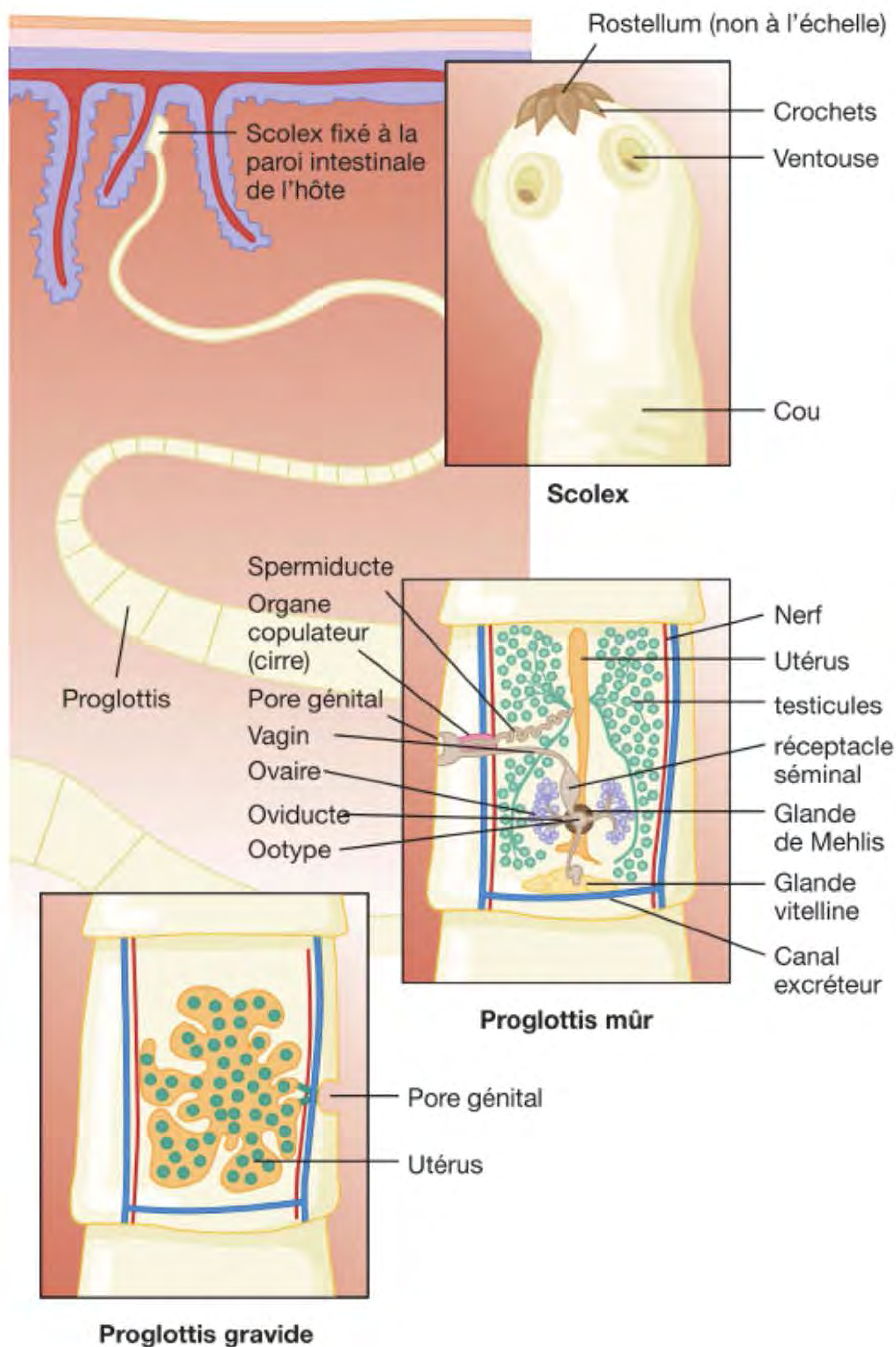





**FIGURE 10.18**

**Classe des Cestoïdes : Un ténia.** (*a*) Le scolex, le cou et les proglottis du ténia du porc, *Taenia solium*. Le ver adulte atteint une longueur de 2 à 7 m. Est incluse une vue détaillée d'un proglottis mûr avec un jeu complet des appareils génitaux mâle et femelle. (*b*) Le scolex du cestode *Taenia solium* (MEB × 100). Remarquer le rostellum avec deux cercles de 22 à 32 crochets.

Les ténias sont hermaphrodites (monoïques) et la majeure partie de leur physiologie est tournée vers la production d'un nombre élevé d'œufs. Chaque proglottis comprend un ou deux jeux complets d'organes reproducteurs mâle et femelle (Figure 10.18*a*). De nombreux testicules sont dispersés dans le proglottis et les spermatozoïdes sont acheminés par des conduits à un organe copulateur ou cirre. Le cirre s'ouvre dans un pore génital auquel aboutit l'appareil génital femelle. Le système génital mâle mature avant le système femelle, de sorte que la copulation s'effectue avec un autre proglottis mature du même individu ou d'un autre présent dans le même hôte. Comme mentionné précédemment, éviter l'autofécondation est le moyen de maintenir la vigueur hybride.

Une paire d'ovaires, dans chaque proglottis, produit les œufs. Les spermatozoïdes stockés dans un réceptacle séminal les fécondent au cours de leur trajet dans l'oviducte. Les cellules vitellines d'une glande vitelline sont déposées sur les œufs dans l'ootype. L'ootype est une région élargie de l'oviducte qui forme des capsules autour des œufs. L'ootype est entouré par les glandes de Mehlis qui participent à cette formation. La plupart des ténias ont un utérus à extrémité aveugle dans lequel les œufs s'accumulent (Figure 10.18*a*). Tandis que les œufs s'accumulent, les organes reproducteurs dégénèrent ; ainsi, les proglottis gravides se présentent-ils comme des « sacs à œufs ». Les œufs sont libérés quand les proglottis gravides se détachent de l'extrémité du strobile et sont rejetés avec les fèces de l'hôte. Chez quelques ténias, l'utérus s'ouvre à l'extérieur du ver et les œufs sont relâchés dans l'intestin de l'hôte. Parfois, les proglottis ne sont pas continuellement perdus et l'adulte devient alors très long comme c'est le cas du ténia du bœuf (*Taeniarhynchus saginatus*).

## *Quelques ténias parasites importants de l'homme*

*Taeniarhynchus saginatus* en est un exemple (Figure 10.19). Les adultes vivent dans le petit intestin et peuvent atteindre 25 m de long. Chaque proglottis qui se détache de l'adulte libère 80 000 œufs. Au cours de son développement l'œuf forme une larve à 6 crochets (hexacanthe) appelée **oncosphère**. Le bétail (hôte intermédiaire) ingère les oncosphères (ou les proglottis) en broutant l'herbe de pâturages contaminés par des déjections humaines. Les enzymes digestives de l'hôte libèrent les oncosphères et les larves utilisent leurs crochets pour perforer la paroi intestinale et passer dans le sang. La circulation les entraîne vers les muscles où elles s'enkystent et forment une vésicule remplie de liquide : le **cysticerque** (N. d. T. ou larve cysticerque). Quand l'homme mange de la viande infectée, crue ou insuffisamment cuite, les cysticerques sont libérés, le scolex se fixe à la paroi intestinale et le ver grandit et devient mature.

*Taenia solium* (ténia du porc) est très proche du précédent, a un cycle comparable, à la différence que l'hôte intermédiaire est le porc. Le strobile peut atteindre 10 m de long, mais 2 ou 3 m représente la taille la plus commune. La pathologie est plus sérieuse chez l'homme que chez le porc. Les proglottis gravides libèrent les oncosphères fréquemment avant d'avoir quitté le petit intestin de l'homme. Les larves écloses traversent la paroi intestinale, entrent dans la circulation, sont distribuées dans tout le corps et peuvent s'enkyster sous forme de cysticerques dans certains tissus. La pathologie qui en résulte porte le nom de **cysticercose** et peut être fatale si l'enkystement a lieu dans le cerveau.

Le ténia du poisson *Diphyllobothrium latum* est assez commun au nord de l'Amérique du nord, dans la région des grands lacs des Etats-Unis et au nord de l'Europe. Son scolex porte deux sillons longitudinaux, les bothria (singulier, bothrium) qui jouent le rôle de structures de fixation (Figure 10.20). Le ver adulte peut atteindre

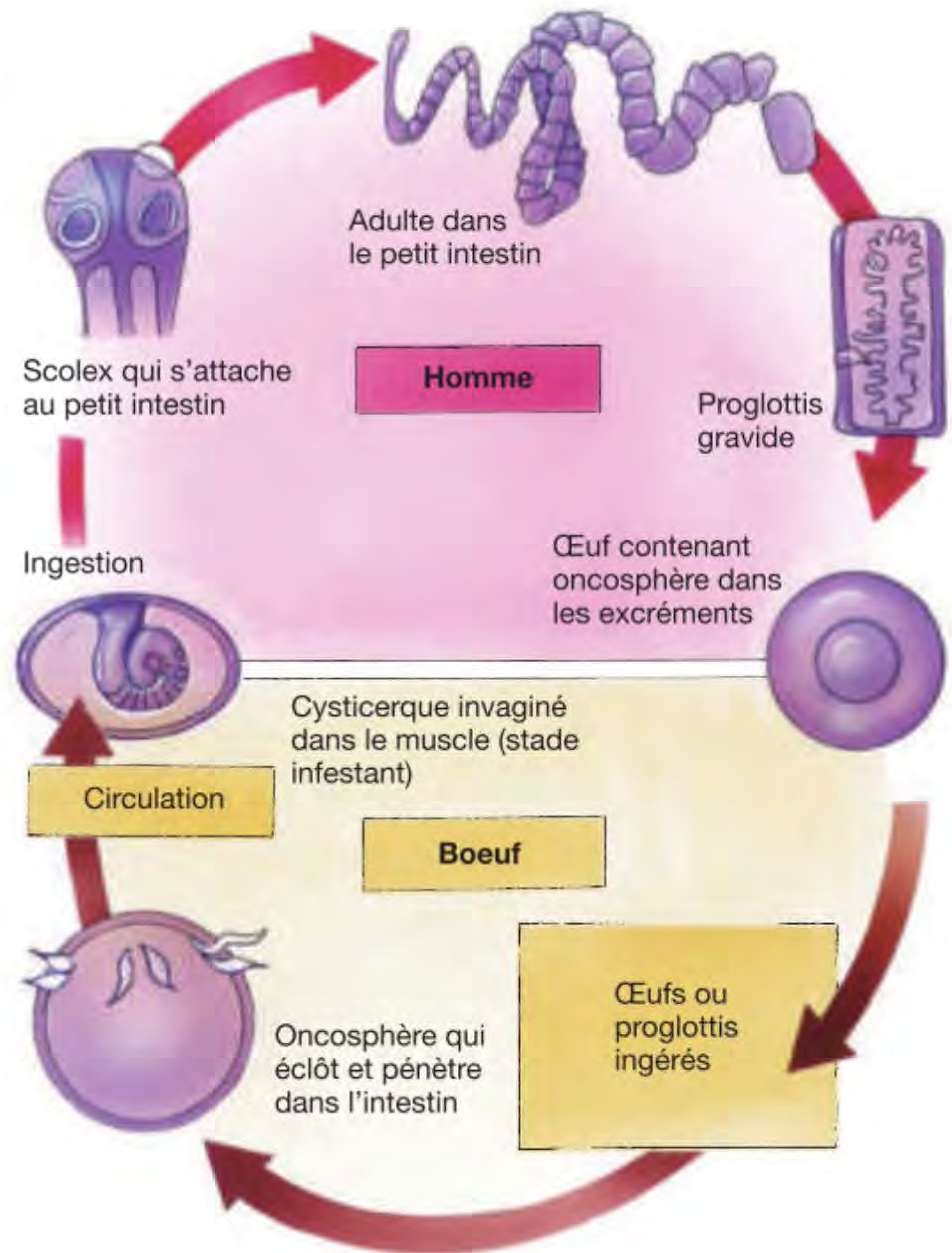



**FIGURE 10.19**

**Cycle de vie du Ténia du bœuf *Taeniarhynchus saginatus*.** Les vers adultes peuvent atteindre une taille de 25 m. *Source : Centers for Disease Control, Atlanta, GA.*

une longueur de 10 m et peut libérer un million d'œufs par jour. Beaucoup de proglottis les évacuent par des pores utérins. Dans l'eau, les œufs éclosent et libèrent une larve ciliée ou **coracidie** (**coracidia**, singulier, coracidium). Les larves nagent et sont ingérées par de petits crustacés, les copépodes. Elles perdent leurs cils et se transforment en **larves procercoïdes**. Dans le poisson, qui s'est nourri de copépodes, les larves se terrent dans les muscles et deviennent des **larves plérocercoïdes**. Elles sont transmises aux poissons de plus grande taille qui mangent les poissons plus petits infectés ou à l'homme (ou des carnivores) qui ingèrerait de la chair de poisson infecté crue ou mal cuite. Les plérocercoïdes s'attachent à la paroi intestinale et se développent en adultes.

## SYNTHÈSE DE LA SECTION 10.3

Le parenchyme dérivé du mésoderme est un support squelettique, un lieu de stockage des nutriments, assure la motilité, est une réserve de cellules de régénération, joue un rôle dans le transport et le stockage de l'oxygène. Les Turbellariés sont des vers plats qui mènent une vie libre. Les Monogènes sont ainsi appelés car leur cycle ne comporte qu'une génération. Les Trématodes sont les douves. Les différents stades du cycle de vie d'une douve typique sont, successivement, les œufs, les miracidies, les sporocystes, les cercaires et les adultes. Les Cestoïdes sont les ténias. L'absence de

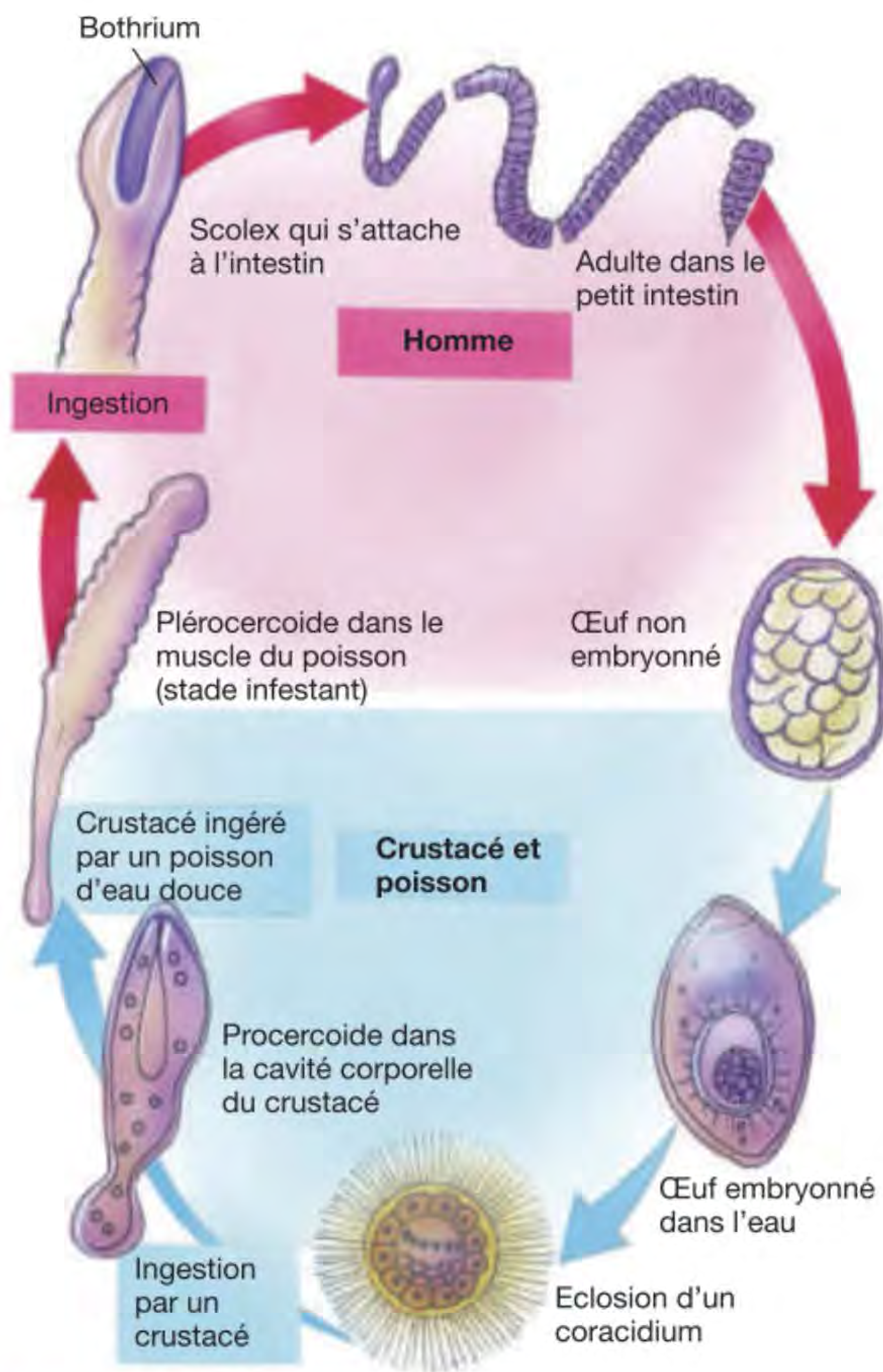



**FIGURE 10.20**

**Cycle de vie du Ténia du poisson *Diphyllobothrium latum*.** Les vers adultes peuvent avoir 3 à 10 m de long. *Source : Centers for Disease Control, Atanta, GA.*

bouche et de tractus digestif, la présence de proglottis répétés sont les caractéristiques des membres de cette classe. La similarité dans la structuration histologique de la paroi du corps des Trématodes et des Cestoïdes représente une adaptation évolutive au mode de vie parasitaire.

***En quoi la triploblastie est-elle importante pour la phylogénie ?***

## 10.4 Phylum des némertiens : vers à proboscis du nom de leur appareil de capture des proies

### Compétence à acquérir

1. Expliquer le caractère structural majeur des némertiens.

La plupart des quelques 900 espèces de némertiens connus (Gr. *Nemertes*, une nymphe de la Méditerranée ; la fille de Nereus et Doris) sont des vers allongés, aplatis, marins vivant dans la vase et le sable. Pourvus d'un long proboscis, les némertiens sont communément appelés les vers à proboscis. Les vers adultes ont une taille comprise entre quelques millimètres à plus de 30 m. Ils sont de couleur jaune pâle, orange, verte ou rouge.

Ils diffèrent des autres vers plats par suffisamment de caractères pour être placés dans un phylum séparé. Des arguments récents suggèrent que les vers plats et les némertiens ne partagent pas d'ancêtre commun récent. Les Némertiens sont plus étroitement apparentés aux autres cœlomates qu'à n'importe quel ver plat parce qu'ils sont pourvus d'un sac rempli de liquide qui pourrait être un cœlome primitif. Jusqu'à ce que leurs affinités réelles soient confirmées, nous continuerons à traiter les némertiens avec les autres acœlomates.

Les caractéristiques de ce phylum sont :

1. Organismes triploblastiques, acœlomates, à symétrie bilatérale, non segmentés et possédant un épiderme cilié contenant des glandes muqueuses ;
2. Tractus digestif complet avec anus ;
3. Protonéphridies ;
4. Ganglion cérébral, cordons nerveux longitudinaux reliés par des commissures ;
5. Système circulatoire clos ;
6. Musculature du corps organisée en deux ou trois couches.

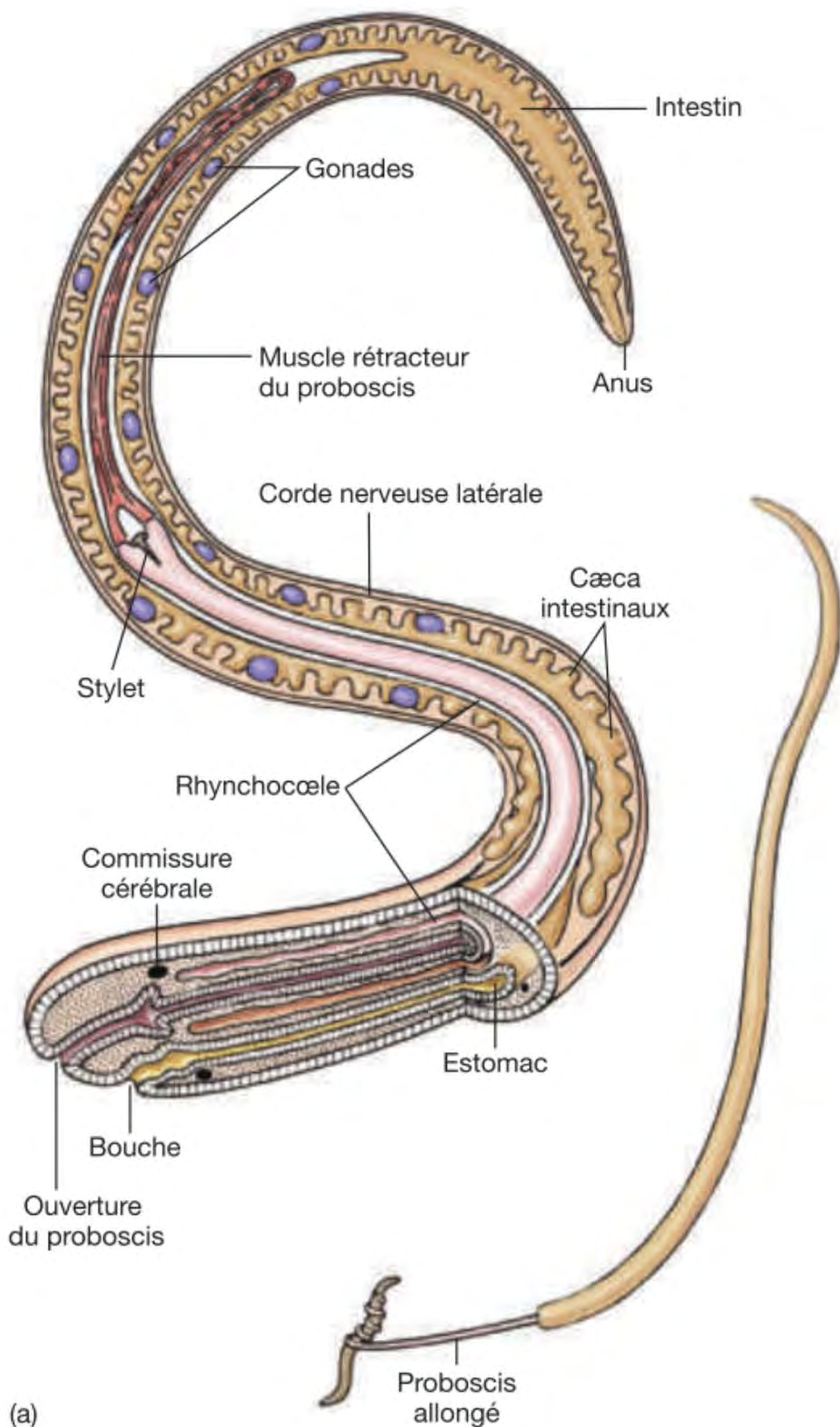
Le caractère distinctif principal des némertiens est un long proboscis maintenu dans un fourreau désigné par le terme de **rhynchocoele** (Figure 10.21). Le proboscis peut se terminer par un crochet ou stylet. Les espèces carnivores utilisent le proboscis pour capturer leurs proies, annélides (vers segmentés) et crustacés.

Contrairement aux plathelminthes, les némertiens ont un tractus complet avec une bouche pour l'ingestion de la nourriture et un anus pour l'évacuation des déchets de la digestion. Fragmentation mécanique de la nourriture, digestion, absorption et formation des fèces progressent de façon séquencée et orientée antéro-postérieurement. C'est une innovation évolutive majeure retrouvée chez tous les autres animaux bilatériens.

Une autre innovation majeure, rencontrée pour la première fois, est l'apparition d'un système circulatoire qui consiste en deux vaisseaux sanguins latéraux sur lesquels se branchent des vaisseaux secondaires. Il n'y a toutefois pas de cœur et les contractions de la paroi des gros vaisseaux assurent la propulsion du sang. Le sang ne circule pas véritablement, mais se déplace vers l'avant ou vers l'arrière dans les vaisseaux longitudinaux. Des cellules sanguines sont présentes chez certaines espèces. La présence combinée de vaisseaux sanguins capables d'irriguer localement les tissus et d'un système digestif à une voie très efficace dans la transformation des aliments et l'absorption des nutriments, ont permis aux némertiens d'atteindre des tailles plus importantes que celles de la majorité des vers plats.

Les némertiens sont dioïques. Les structures reproductrices mâle et femelle dérivent de cellules du parenchyme disposées de chaque côté du corps. La fécondation est externe et les premières étapes du développement mettent en place une larve de forme helminthoïde ciliée, la **larve pilidium**. Celle-ci, après une courte existence libre et nageuse, se développe en un jeune ver qui se fixe au substrat et commence à se nourrir.

Le déplacement des adultes se fait par glissement sur une traînée de mucus. Le battement des cils et les contractions péristaltiques de la musculature du corps sont à l'origine des forces propulsives.




Cette classe est remarquable dans le sens où elle renferme les animaux invertébrés les plus longs connus. Par exemple, *Lineus longissimus* atteint régulièrement une longueur de 30 m et certains individus, une fois étirés au maximum, ont probablement une taille deux fois plus importante.

### Synthèse de la section 10.4

Le caractère le plus marquant des Némertiens est la présence d'un long proboscis enfermé dans un fourreau. Le proboscis se termine par un crochet ou stylet utilisé pour la capture des proies. Le proboscis est le caractère le plus distinctif des némertiens.

***Qu'est-ce qui est remarquable concernant Lineus longissimus ?***

## 10.5 Phylum des gastrotriches

### Compétence à acquérir

1. Décrire les caractéristiques des protonéphridies des gastrotriches.

Les gastrotriches (Gr. *gastros*, estomac + *trichos*, cheveu) constituent un petit phylum d'environ 500 espèces qui mènent une vie libre, en milieu marin et d'eau douce, sur le fond, dans l'espace qui sépare les sédiments. Ils ont entre 0,01 et 4 mm de long. Ils utilisent les cils qui recouvrent leur face ventrale pour se mouvoir sur le substrat. Le phylum comprend une classe divisée en deux ordres.

Les gastrotriches ont été longtemps phylogénétiquement associés aux autres acœlomates ; toutefois, puisque un blastocœle s'individualise au cours du développement, mais ne persiste pas chez l'adulte, la position des gastrotriches par rapport aux autres phyla n'est pas claire. Tant que le problème ne sera pas résolu, nous maintiendrons les gastrotriches parmi les acœlomates.

La région dorsale de la cuticule qui entoure le corps porte souvent des écailles, des soies ou des épines et le corps se termine par une queue fourchue (Figure 10.22). La cuticule recouvre un épiderme syncytial. Les structures sensorielles se présentent sous la forme de touffes de longs cils et de soies implantées sur la tête




**FIGURE 10.21**

**Phylum des Némertiens.** (*a*) Section longitudinale montrant le tube digestif et le proboscis. (*b*) Un ver rubané, *Lineus* spp. C'est le phylum animal le plus simple qui a un tube digestif complet avec deux ouvertures séparées, une bouche et un anus. *Source* : (*a*) *Modifié d'après Turbeville et Ruppert*, 1983, Zoomorphology, 103, *Copyright 1983, Springer-Verlag, Heidelberg, Germany*.

arrondie. Le système nerveux comprend un ganglion cérébral et une paire de nerfs troncaux. Le système digestif est un tube rectiligne avec bouche, pharynx musculaire, un estomac-intestin et un anus. Le pharynx fonctionne comme une pompe qui aspire les microorganismes et les débris organiques en suspension dans l'eau ou inclus dans le sédiment. La digestion est principalement extracellulaire. Des glandes adhésives localisées dans les fourches de la queue sécrètent une substance qui ancre l'animal aux objets solides. Une paire de protonéphridies est présente chez les espèces d'eau douce, rarement chez les espèces marines. Les protonéphridies des gastrotriches sont morphologiquement différentes de celles des autres acœlomates. Elles possèdent un flagelle et non une flamme composée de cils.

La plupart des espèces marines se reproduisent sexuellement et sont hermaphrodites. Les espèces d'eau douce se reproduisent asexuellement par parthénogenèse ; les femelles peuvent déposer deux sortes d'œufs non fertilisés. Des œufs à coque fine sont produits lorsque les conditions environnementales sont favorables et, à l'éclosion, libèrent des individus femelles. Lorsque les conditions sont défavorables, les œufs sont protégés par une coque épaisse et résistante qui leur permet de survivre pendant de longues périodes avant d'éclore et libérer des femelles (N. d. T. Attention ! La parthénogenèse est le développement du gamète femelle qui n'a pas été fécondé. La reproduction asexuée est une reproduction agame. Il est incorrect d'assimiler la parthénogenèse à un mode asexué de reproduction. C'est un cas de reproduction sexuée monoparentale). Il n'y a pas de stade larvaire ; le développement est donc direct et les juvéniles ont la même forme que les adultes.

### Synthèse de la section 10.5

Les gastrotriches vivent dans les sédiments de milieux marins et d'eau douce. Leurs protonéphridies ont un simple flagelle et non une flamme de cils.

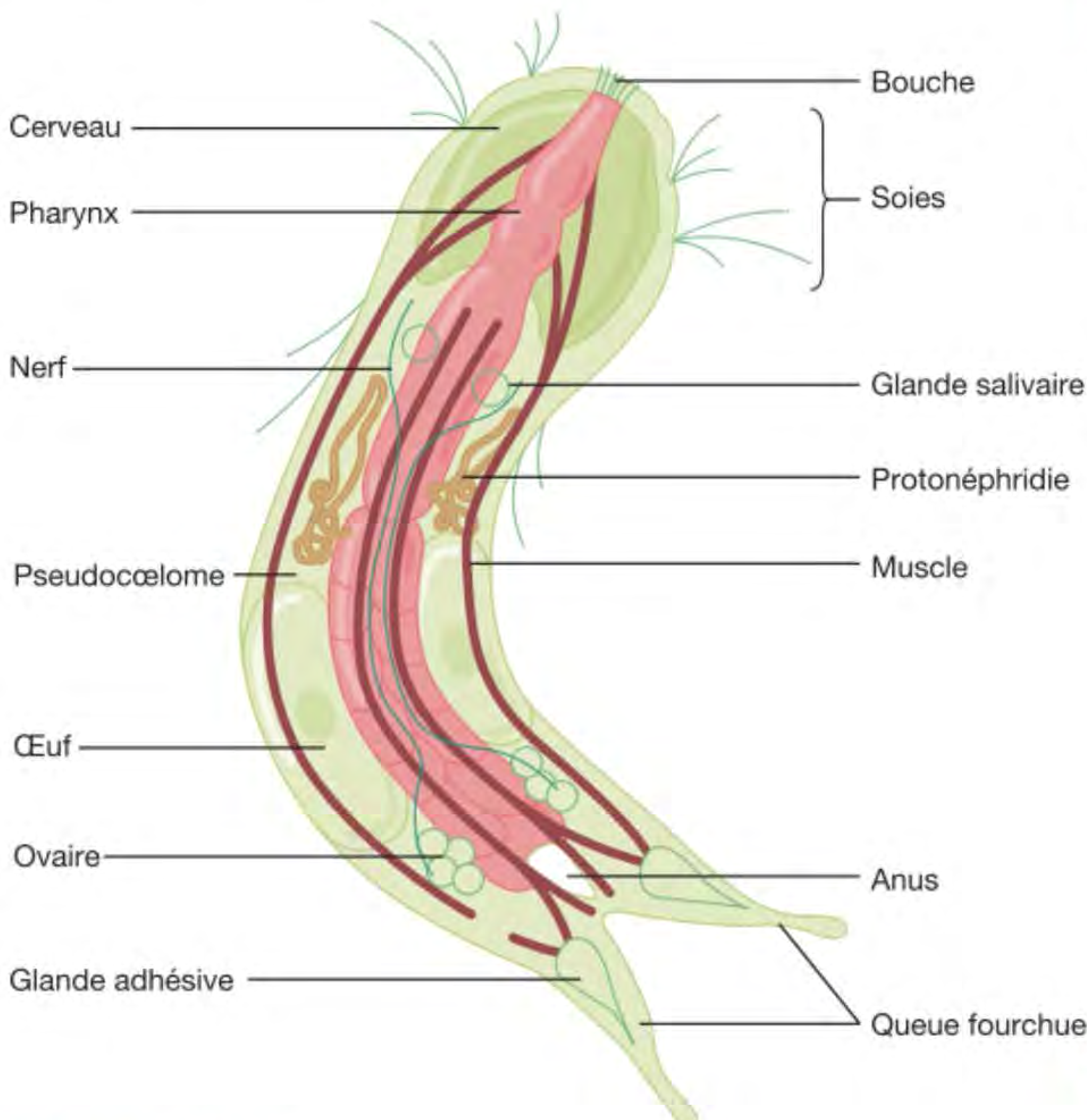



**FIGURE 10.22**

**Phylum des Gastrotriches.** L'anatomie interne d'un gastrotriche d'eau douce. L'animal a environ 3 mm de long.

***Pourquoi les gastrotriches ne peuvent-ils être considérés comme de vrais acœlomates ?***

## 10.6 Phylum des cycliophores : un phylum relativement récent

### Compétence à acquérir

1. Décrire la place unique que la vie des cycliophores occupe.

Comme il a été indiqué au début du Chapitre 7 et dans la Figure 7.1, le nom de Cycliophore (Cycliophora) a été donné au phylum le plus récemment découvert. Les membres de ce phylum vivent sur les pièces buccales de homards présents sur les deux côtés de l'Atlantique Nord. Ce sont de très petits animaux, de seulement 0,35 mm de long et 0,1 mm de large. *Symbion pandora* est le premier représentant de ce phylum. Les individus se fixent par un disque adhésif à l'extrémité d'un pédoncule acellulaire. Quand le homard auxquels ils sont attachés commence à muer ils entament une forme bizarre de reproduction sexuée. Des mâles nains apparaissent, ne renfermant que des ganglions cérébraux et des organes génitaux. Chaque mâle cherche une femelle et féconde ses œufs, lesquels se développent en individus libres qui se déplacent et partent à la recherche d'un nouvel hôte. Les relations des Cycliophora avec les autres phyla sont controversées. P. Funch et R. M. Cristensen qui ont découvert ce nouveau phylum en 1995, les considèrent comme des lophotrochozoaires. Nous les traitons avec les acœlomates jusqu'à ce que leur position taxonomique soit clarifiée.

### Synthèse de la section 10.6

Les Cycliphores vivent sur les pièces buccales des homards de l'Hémisphère Nord.

***Qu'arrive-t-il à un cycliophore lorsqu'un homard mue ?***




**FIGURE 10.23**

**Phylum des Cycliophores.** Ces acœlomates vivent sur les pièces buccales des homards. Un individu (et la partie d'un autre au haut de la photo) de l'espèce *Symbion pandora* est montré fixé à une pièce buccale du homard.

# 10.7 Considérations phylogénétiques supplémentaires

## Compétence à acquérir

1. Mettre en relation la présence ou l'absence de téguments chez les plathelminthes avec leur histoire évolutive.

Les zoologistes qui croient que la forme du corps du platyhelminthe est centrale pour l'évolution animale envisage que l'ancêtre des vers plats devait être comparable à un turbellarié. La Figure 10.24 est un cladogramme qui fait apparaître le développement du tégument comme une synapomorphie (un caractère évolutif dérivé partagé par deux ou plus de deux espèces) unifiant les Monogènes, les Trématodes et les Cestoïdes.

Beaucoup d'arguments concluants permettent de faire le lien entre les vers plats parasites et des formes ancestrales qui menaient une vie libre. Les deux modes de vie ont dû diverger au cours de la période cambrienne, il y a 600 millions d'années. Les premiers vers plats parasites étaient probablement associés aux mollusques, arthropodes et échinodermes primitifs. Les relations avec des hôtes vertébrés et des modes de vie plus complexes, tels ceux décrits dans ce chapitre, ont dû s'installer plus tard.

Les gastrotriches ont des relations assez distantes avec les acœlomates. Beaucoup sont dépourvus de cavité corporelle, sont monoïques et de petite taille, et leur ciliature ventrale pourrait avoir la même origine que celle des turbellariés.

## Synthèse section 10.7

Monogènes, Trématodes et Cestodes ont un tégument original alors que les turbellariés n'ont pas d'équivalent. Cela suggère que les turbellariés ont évolué indépendamment des trois groupes de parasites.

***Quand les modes de vie libre et parasitaire auraient-ils divergé l'un de l'autre ?***

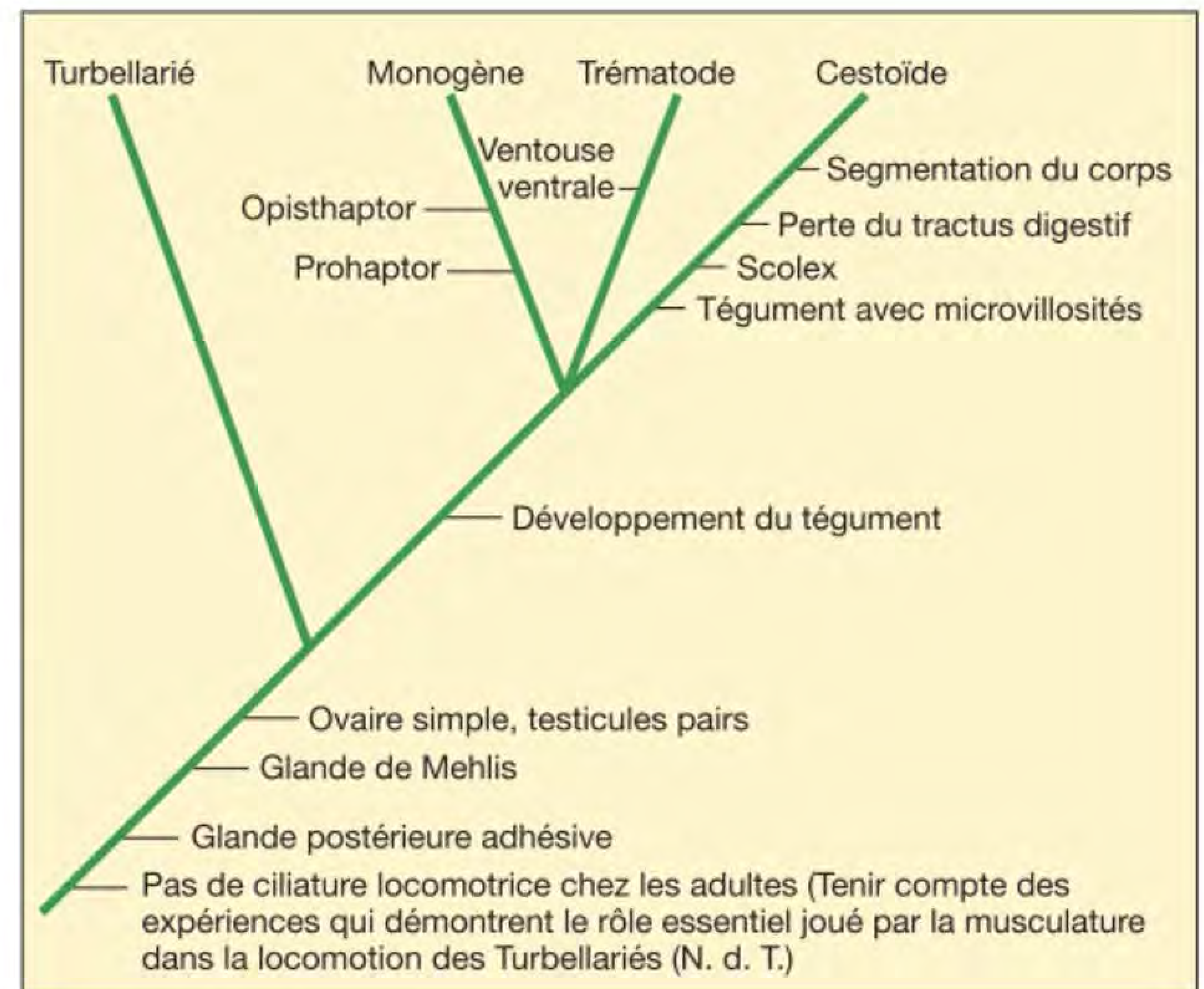



**FIGURE 10.24**

**Cladogramme montrant les relations évolutives entre les classes de Plathelminthes.** L'absence de synapomorphies pour les Turbellariés suggère que le plathelminthe ancestral était lui-même un turbellarié et que certains membres de cette classe étaient plus anciens que les trois groupes de parasites vivants. *Source : Informations dans D. R. Brooks*, Journal of Parasitology, *1989, pp. 606-616.*

## Aperçus évolutifs

### Les Vers plats furent les Premiers Chasseurs Carnivores

Puisque les premiers animaux habitaient le fond des mers précambriennes, quelle pouvait être la nourriture potentielle dont ils disposaient ? Des protistes unicellulaires ou coloniaux et des bactéries est la seule réponse possible lesquels, partout sauf dans les eaux les moins profondes, devaient être également hétérotrophes.

Les animaux chasseurs sont mobiles et attaquent, tuent et consomment des proies déterminées à un moment donné. Parce que les vers plats actuels se nourrissent exclusivement de tissus animaux, soit comme prédateurs, ou nécrophages ou parasites, ils peuvent être considérés comme les premiers chasseurs. Leurs proies sont des organismes dont la taille est celle de bactéries ou de petits animaux qu'ils localisent grâce aux organes sensoriels céphaliques.

Il n'est donc pas surprenant de découvrir que les vers plats les plus simples vivant actuellement et leurs ancêtres présumés, sont et furent essentiellement des consommateurs de protistes et de bactéries associés d'une certaine façon aux sédiments du fond et aux rochers. Est surprenant le fait que, directement ou indirectement, ce régime ancestral a dominé la vie nutritionnelle de tous les vers plats descendants, incluant même les formes terrestres.

Les protistes et les bactéries sont abondants dans les sédiments marins, mais ils sont petits et très dispersés. Ils forment rarement des groupes denses. Cela a eu deux conséquences fondamentales sur le style de vie des animaux. La première est que les animaux doivent être mobiles pour trouver de nouvelles ressources alimentaires quand la nourriture locale est épuisée. La seconde est qu'un consommateur de microorganismes largement dispersés doit être, lui-même, de taille relativement petite. Plus grand est le consommateur, plus importants sont ses besoins métaboliques et plus élevée doit être la quantité de nourriture ingérée par unité de temps. Ainsi, un animal de grande taille ne peut subsister avec un régime à base de protistes et de bactéries qu'il ne peut pas trouver en quantités suffisantes.

Toutefois, l'augmentation de taille offre des avantages sélectifs pour trois raisons : (1) la production d'une descendance plus abondante ; (2) une protection plus efficace vis-à-vis de la consommation par d'autres organismes et (3) la possibilité d'écarter les plus petits animaux de ressources partagées mais limitées.

En tenant compte de ces avantages, il n'est pas surprenant de constater que la plupart des vers plats actuels sont plus grands que les espèces consommatrices de protistes et de bactéries et qu'ils se sont orientés vers la chasse et la consommation de proies plus grandes – d'autres animaux – que des protistes et des bactéries. Actuellement, les deux grands lignages significatifs d'animaux structuralement les plus simples, les cnidaires à symétrie radiaire et les vers plats à symétrie bilatérale, sont principalement carnivores.

## RÉSUMÉ

**10.1 Perspective évolutive**
La relation évolutive du phylum le plus important (phylum des plathelminthes) traité dans ce chapitre, avec les autres phyla, est controversée.

**10.2 Phylum des Accœlomorphes**
Ce sont des accœlomates plats et de petite taille, à symétrie bilatérale, triploblastiques et dépourvus d'appendices.

**10.3 Phylum des Playhelminthes (ou Plathelminthes) : vers plats accœlomates avec des cavités Gastrovasculaires**
Les membres du phylum qui mènent une vie libre font partie de la classe des Turbellariés, sont petits, à symétrie bilatérale, accœlomates avec un début de céphalisation.

La plupart des turbellariés se déplacent au moyen de cils et de muscles, sont des prédateurs ou des nécrophages. La digestion est d'abord extracellulaire puis intracellulaire.

Les protonéphridies sont présentes chez la plupart d'entre eux et sont également impliquées dans l'osmorégulation. Leur système nerveux comprend un « cerveau » primitif et des cordons nerveux.

Les turbellariés sont monoïques et leurs systèmes reproducteurs sont adaptés à la fécondation interne.

Les douves monogéniques (classe des Monogènes) sont généralement ectoparasites des poissons.

La classe des Trématodes (douves) est divisée en deux sous-classes (Aspidogastres ou Aspidogastrea et Digéniens) ; la plupart d'entre eux sont des parasites externes et internes des vertébrés. Ils sont pourvus d'un tube digestif et sont généralement monoïques.

Les cestodes ou ténias sont des parasites du tube digestif des vertébrés. Ils sont structuralement plus spécialisés que les douves, ont un scolex pourvu d'organes de fixation auquel font suite un cou puis un strobile. Le strobile se présente comme une chaîne de segments (les proglottis) qui se forment par bourgeonnement de la région du cou. Le tube digestif est absent et le système reproducteur est répété d'un proglottis à un autre.

**10.4 Phylum des Némertiens : vers à proboscis, du nom de leur appareil de capture des proies**
Les némertiens sont comparables aux plathelminthes, mais peuvent être plus larges. Ce sont des prédateurs d'autres invertébrés, qu'ils capturent avec leur proboscis. Ils ont un tube digestif à une voie (de la bouche à l'anus), un système circulatoire sanguin et les sexes sont séparés.

**10.5 Phylum des Gastrotriches**
Les gastrotriches sont des animaux microscopiques, aquatiques avec une tête, un cou et un tronc. Ils possèdent de nombreuses glandes adhésives. Ils sont généralement hermaphrodites, bien que des mâles (rares) existent et que la parthénogenèse femelle soit commune chez les espèces d'eau douce.

**10.6 Phylum des Cycliophores : un phylum relativement récent**
C'est le phylum le plus récemment nommé. Ses représentants vivent sur les pièces buccales des homards.

**10.7 Considérations phylogénétiques supplémentaires**
Les vers plats parasites ont divergé des formes menant une vie libre avec le développement de leur tégument.

## QUESTIONS DE RÉVISION SUR LES CONCEPTS

1. La symétrie bilatérale est une caractéristique des
   a. coraux.
   b. vers plats.
   c. méduses.
   d. éponges.
   e. cnidaires.
2. Les animaux qui sont hermaphrodites ont
   a. seulement un sexe.
   b. les deux sexes.
   c. seulement le sexe mâle.
   d. seulement le sexe femelle.
   e. ni l'un ni l'autre des deux sexes.
3. Dans le cycle de vie d'une douve responsable de la schistomatose, les larves issues du développement des œufs fécondés entrent dans
   a. un être humain.
   b. un poisson.
   c. un escargot.
   d. une autre douve.
   e. un hôte inconnu.
4. Les hôtes intermédiaires les plus communs de la plupart des douves sont
   a. les clams (palourdes).
   b. les mouches.
   c. les souris.
   d. les escargots.
   e. les moustiques.
5. Chez le ver plat, les cellules-flammes sont impliquées dans quelle fonction métabolique ?
   a. Reproduction
   b. Digestion
   c. Locomotion
   d. Osmorégulation
   e. Toutes ces fonctions (a-d)

## QUESTIONS D'ANALYSE ET D'APPLICATION

1. Quelles informations les phyla des Accœlomorphes et des Cycliophores apportent-ils concernant la compréhension des invertébrés non cœlomates ?
2. Quel avantage le fait d'être hermaphrodite confère-t-il à une espèce parasite ?
3. L'absence de tube digestif chez les ténias signifie-t-elle qu'ils sont primitifs, des formes ancestrales des plathelminthes ?
4. Quels sont les traits distinctifs des vers plats bilatériens ?
5. Pourquoi le scolex d'un ténia n'est-il pas considéré comme la tête des autres animaux ?

# 11

# Le succès des mollusques



## Plan du chapitre



## 11.1 Perspective évolutive

### Compétences à acquérir

1. Donner des exemples de membres du phylum des Mollusques et préciser leur importance.
2. Discuter des relations des Mollusques avec les autres phyla.

Les pieuvres, les calmars et les seiches (des céphalopodes) sont, dans le monde des invertébrés, les prédateurs les mieux adaptés. Le comportement prédateur est associé à la présence de « cerveaux » développés, de structures sensorielles complexes, d'une locomotion rapide, de tentacules pour saisir et des mâchoires capables de déchiqueter. Malgré ces adaptations, les céphalopodes représentent rarement un composant majeur des communautés animales. Sur les 9 000 espèces qui ont composé ce groupe, il n'en reste actuellement que 550 (Figure 11.1).

Les zoologistes ne connaissent pas la cause exacte d'un déclin aussi dramatique. Les vertébrés auraient pu entrer en compétition avec les céphalopodes car ils ont fait leur apparition dans les mers préhistoriques et certains d'entre eux (les poissons osseux, par exemple) sont rapidement devenus des prédateurs très actifs.

Un tel déclin n'a pas touché tous les mollusques. D'une façon générale, ce groupe a connu un grand succès. Si le succès se mesure au nombre d'espèces, celui des mollusques est deux fois plus important que celui des vertébrés ! La grande majorité des 100 000 espèces vivantes que compte approximativement ce phylum se répartit dans deux classes : les Gastéropodes (ou Gastropodes), escargots et limaces et les bivalves, clams et autres apparentés.

Les mollusques sont triploblastiques. Ce sont les premiers animaux, traités dans ce texte, qui possèdent un cœlome même si celui-ci est réduit à une petite cavité (la cavité péricardiaque) qui entoure le cœur et les gonades. Le cœlome est une cavité corporelle qui apparaît dans le mésoderme et qui est limitée par un feuillet mésodermique appelé péritonéum (*voir Figure 7.11c*).

### Relations avec les autres animaux

Les mollusques ont été traditionnellement regroupés avec les Annélides (vers segmentés) et les Arthropodes (insectes, araignées, crabes et autres) sur la base des caractéristiques que partagent les protostomiens et qui ont été résumées dans la Figure 7.13. Comme cela a été discuté dans le Chapitre 7, la plupart des zoologistes sont d'accord avec les relations présentées dans l'arbre de la Figure 11.1 et reprises avec plus de détails à l'intérieur de la page de couverture de cet ouvrage. D'après l'interprétation la plus récente, les mollusques sont membres des Lophotrochozoaires. Cet ensemble inclut les annélides ainsi que quelques autres phyla discutés dans le Chapitre 13. Seule la relation avec les arthropodes (ecdysozoaires) est plus distante que ce qui avait été initialement envisagé.

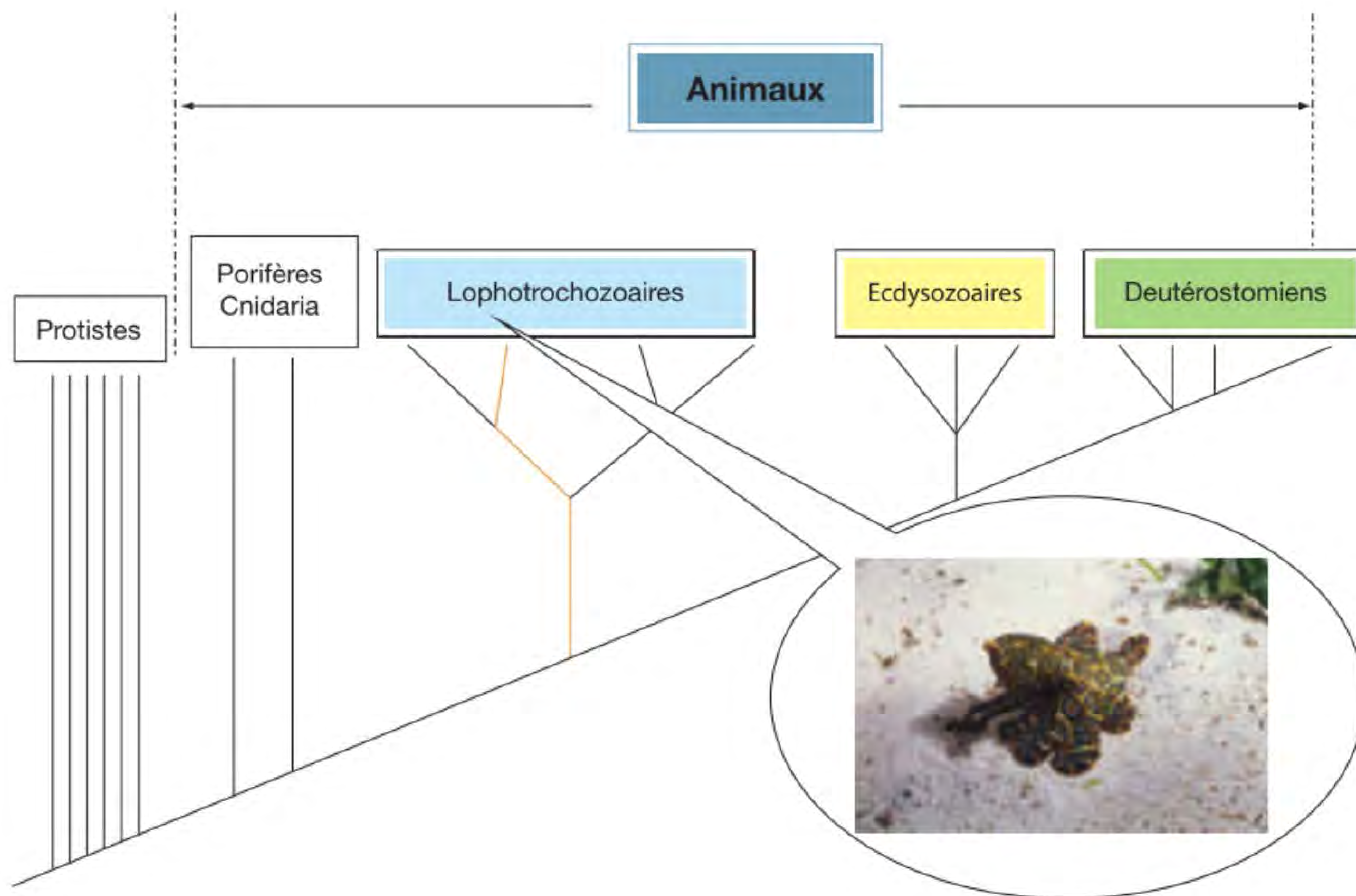



**FIGURE 11.1**

**Relations évolutives des Mollusques avec les autres Animaux.** La figure propose une interprétation des relations entre les Mollusques et les autres membres du règne animal. Les arguments qui les sous-tendent sont fournis par la biologie du développement et la biologie moléculaire. Les Mollusques sont placés parmi les Lophotrochozoaires avec les Annélides, les Plathelminthes, les Rotifères et autres (*voir intérieur couverture*). Le phylum des Mollusques comprend environ 100 000 espèces vivantes, dont les membres de la classe des Céphalopodes, qui sont les prédateurs invertébrés les mieux adaptés. Le poulpe bleu cerclé (*Hapalochlaena*) est montré ici. Quatre espèces de *Hapalochlaena* sont trouvées dans l'Océan Pacifique du Japon à l'Australie. Ce petit poulpe a un venin très puissant qui contient de la tétrodotoxine, le même poison que celui des cônes et du poisson-globe. Ce venin cause une paralysie respiratoire et est suffisamment puissant pour tuer un homme.

### Synthèse de la section 11.1

Les membres du phylum des Mollusques comprennent les pieuvres et les organismes apparentés, les escargots, les bivalves et d'autres. Ce sont des Lophotrochozoaires comme les annélides.

***En quoi les mollusques illustrent-ils l'idée selon laquelle la complexité n'entraîne pas toujours le succès évolutif ?***

## 11.2 Caractéristiques des mollusques

### Compétence à acquérir

1. Imaginer la structure d'une classe hypothétique de Mollusque nouvellement découverte.

Les mollusques présentent une grande diversité de tailles et de formes. Leur taille s'étend de celle du calmar géant (Architeuthis) qui, avec 18 m de long, est le plus grand des invertébrés, à celle de la limace du jardin, qui mesure moins de 1 cm. En dépit de cette diversité, le phylum des mollusques (L. *molluscus*, mou) n'est pas difficile à caractériser (Tableau 11.1).

Les caractéristiques majeures de ce phylum sont :

1. Corps organisé autour de deux parties : ensemble tête-pied (N. d. T. complexe céphalo-pédieux ou céphalopodium) et masse viscérale (N. d. T. complexe viscéra ou viscéropallium) ;
2. Manteau qui sécrète une coquille calcaire et recouvre la masse viscérale ;
3. Cavité limitée par le manteau (N. d. T. cavité palléale) qui assure les fonctions d'excrétion, d'échanges gazeux, d'élimination des déchets de la digestion et d'évacuation des produits de la reproduction ;
4. Symétrie bilatérale ;
5. Larve trochophore, clivage spiral de l'œuf et formation du cœlome par schizocoelie ;
6. Cœlome réduit aux cavités entourant le cœur, les néphridies et les gonades ;
7. Système circulatoire ouvert sauf celui des Céphalopodes ;
8. Radula généralement présente et utilisée pour racler la nourriture.

Le corps du mollusque a deux régions principales – le complexe céphalo-pédieux et le complexe viscéral (Figure 11.2). Le **complexe tête-pied** est allongé et comprend la tête, antérieure, qui porte la bouche et renferme les éléments nerveux et les structures sensorielles et un pied, allongé, utilisé pour l'attachement et la locomotion. La **masse viscérale** regroupe les organes de la digestion, de

## TABLEAU 11.1
### Classification des Mollusques

**Phylum des Mollusques**
Le phylum des animaux coelomates dont les membres possèdent une région céphalo-pédieuse, une masse viscérale, un manteau et une cavité palléale. La plupart des mollusques ont également une radula et une coquille calcaire. A peu près 100 000 espèces.

**Classe des Caudofovéates**
Mollusques ayant la forme de vers avec un corps cylindrique sans coquille mais avec des spicules calcaires ressemblant à des écailles ; n'ont pas d'yeux, de tentacules, de statocystes, de stylet cristallin, de pied et de néphridies. Fouisseurs marins de profondeur. *Chaetoderma.* Environ 150 espèces.

**Classe des Solénogastres**
Coquille, manteau et pied absents ; forme de ver ; sillon ventral (pédieux) ; tête peu développée ; vivent à la surface des coraux et d'autres substrats. Marins. *Neomenia.* Environ 250 espèces.

**Classe des Polyplacophores**
Allongés, aplatis dorso-ventralement; tête de taille réduite ; coquille composée de huit plaques dorsales. Marins, sur les substrats rocheux intertidaux. *Chiton.*

**Classe des Monoplacophores**
Mollusques avec une coquille simple arquée ; pied large et plat ; certaines structures répétées en séries. Marins. Approximativement 25 espèces.

**Classe des Gastéropodes**
Coquille enroulée, lorsqu'elle est présente ; symétrie du corps déformée par torsion ; quelques espèces monoïques. Marins, dulcicoles et terrestres. *Nerita, Orthaliculus, Helix.* Plus de 35 000 espèces.

**Classe des Céphalopodes**
Pied modifié en un cercle de tentacules et un siphon ; coquille réduite ou absente ; tête alignée avec la masse viscérale allongée. Marins. *Octopus, Loligo, Sepia, Nautilus.*

**Classe des Bivalves**
Corps enfermé dans une coquille à deux valves, à charnière dorsale ; ni tête ni radula ; pied en forme de cale. Marins et d'eau douce. *Anodonta, Mytilus, Venus.* Environ 300 000 espèces.

**Classe des Scaphopodes**
Corps enfermé dans une coquille tubulaire ouverte à ses deux extrémités ; tentacules utilisés pour un comportement alimentaire de dépositivore ; pas de tête. Marins. *Dentalium.* Plus de 300 espèces.

Cette succession taxonomique correspond à une séquence phylogénétique. Les descriptions qui suivent débutent par les mollusques qui sont familiers à la plupart des étudiants.

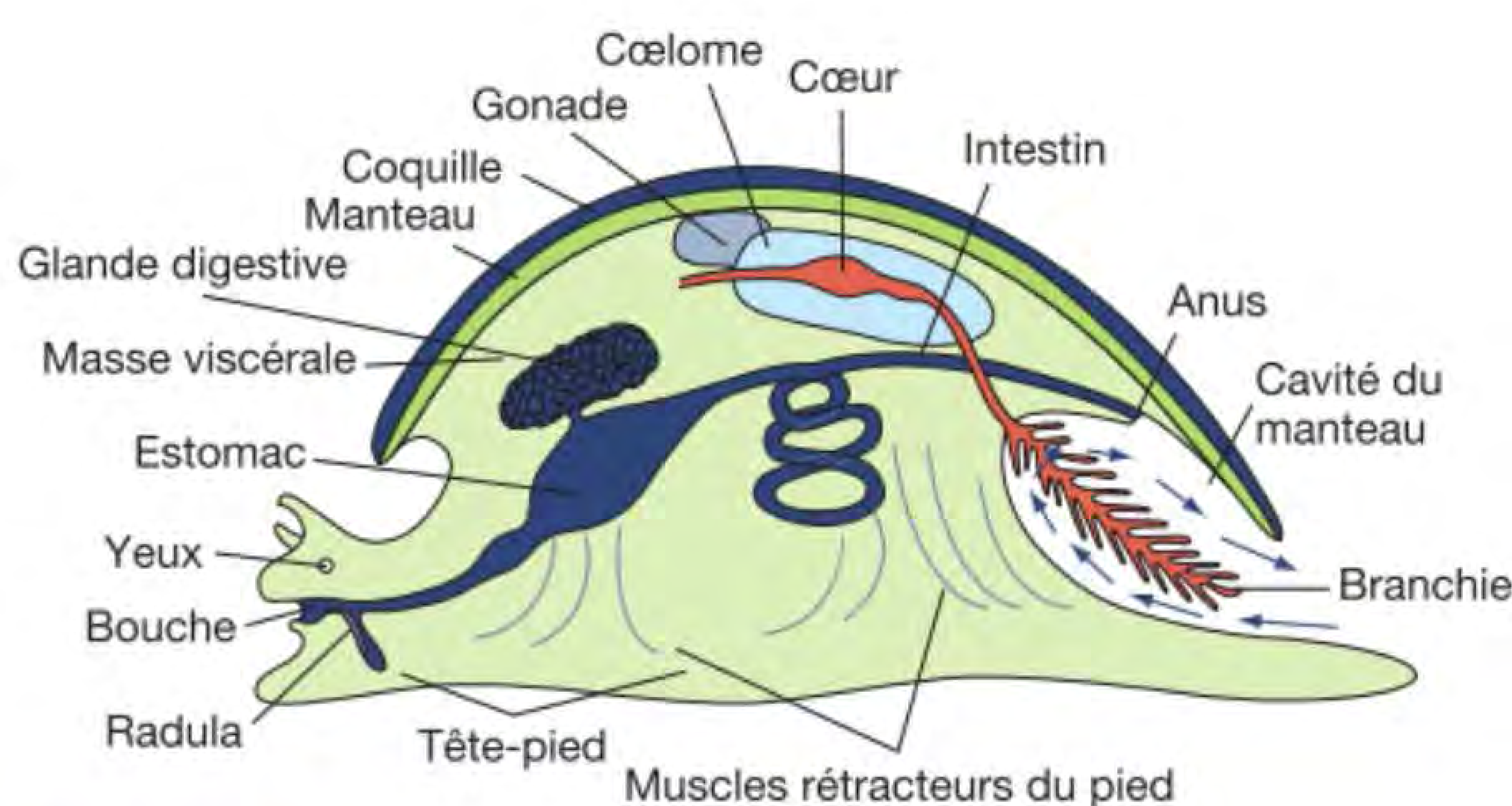



**FIGURE 11.2**

**Organisation du corps d'un Mollusque.** Cette représentation du mollusque hypothétique met en évidence trois caractéristiques propres à ce phylum. Le complexe céphalo-pédieux est une structure musculeuse couramment impliquée dans la locomotion et la perception sensorielle. La masse viscérale contient les organes de la digestion, de la circulation, de la reproduction et de l'excrétion. Le manteau est un tissu qui recouvre le reste du corps et sécrète la coquille. Les flèches indiquent le sens du courant d'eau dans la cavité du manteau (ou cavité palléale N. d. T.). Comme cela sera précisé plus loin la coquille et le pied musculaire ne sont pas présents chez les Caudofovéates et les Solénogastres (*voir Tableau 11.1*).

la circulation, de la reproduction, de l'excrétion et se positionne dorsalement par rapport au complexe précédent.

Le **manteau** est généralement attaché à la masse viscérale, enveloppe la majeure partie du corps et peut sécréter la coquille qui le recouvre. Cette coquille comprend trois couches (Figure 11.3). La couche la plus externe porte le nom de périostracum. Ce sont les cellules de la bordure marginale externe du manteau qui élaborent et sécrètent cette couche de nature protéique. La couche moyenne ou couche prismatique (la plus épaisse des trois) est composée de carbonate de calcium et de matière organique. Elle est également sécrétée par les cellules de la bordure marginale. La couche interne (ou couche nacrée) est structurée en fines lames de carbonate de calcium qui alternent avec de la matière organique. Elle est produite par toutes les cellules épithéliales du manteau. La sécrétion de nacre épaissit le manteau.

L'espace compris entre le manteau et le pied est désigné comme **cavité du manteau** (ou cavité palléale). Elle s'ouvre à l'extérieur et remplit de nombreuses fonctions (voir précédemment).

La bouche de la plupart des mollusques renferme une structure râpeuse appelée **radula**, ruban hérissé de rangées de dents chitineuses incurvées postérieurement (Figure 11.4). Elle se déroule sur un support charnu qui ressemble à une langue et qui est soutenu par un **odontophore** cartilagineux. Des muscles associés à l'odontophore permettent à la radula de faire protrusion hors de la bouche.

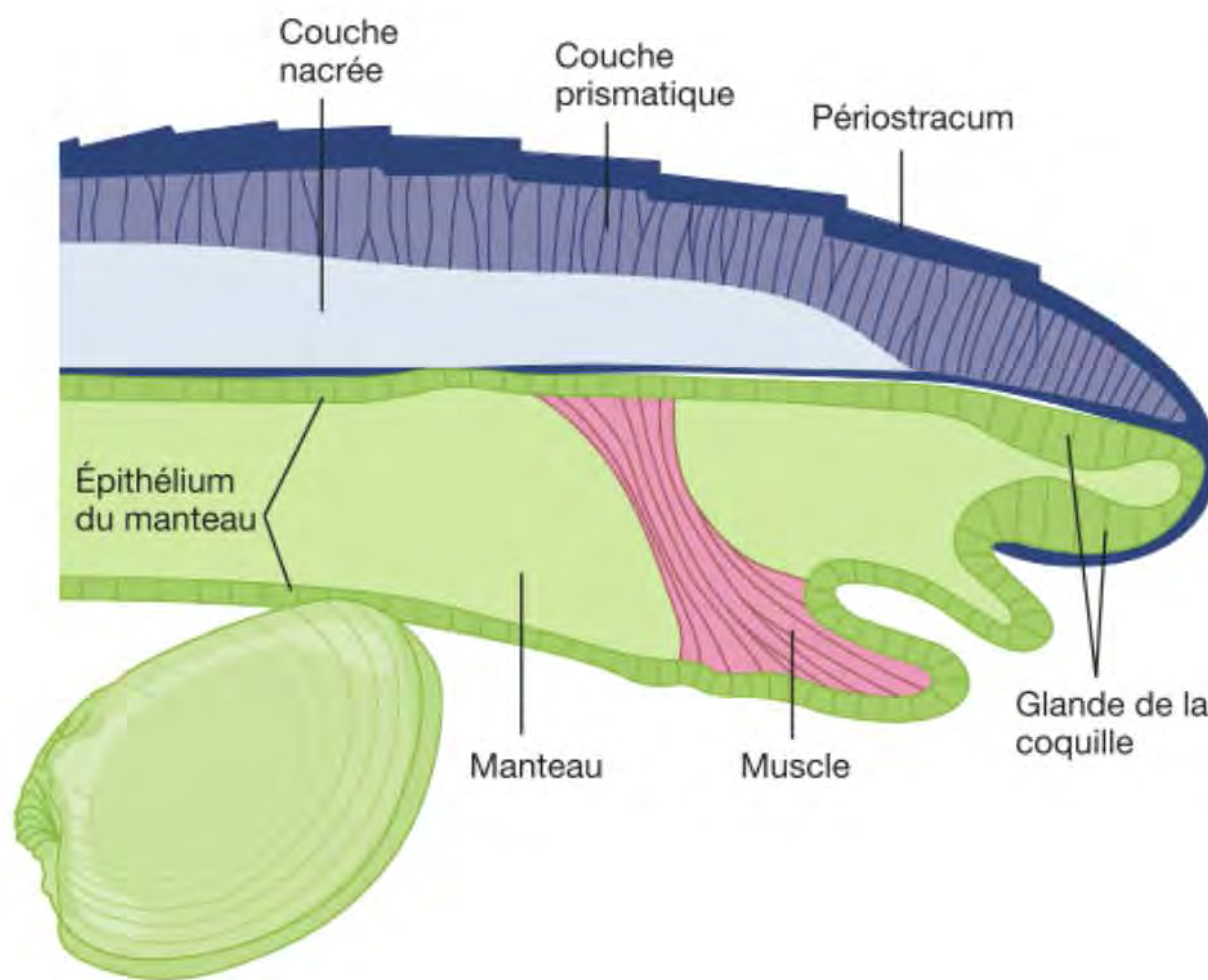
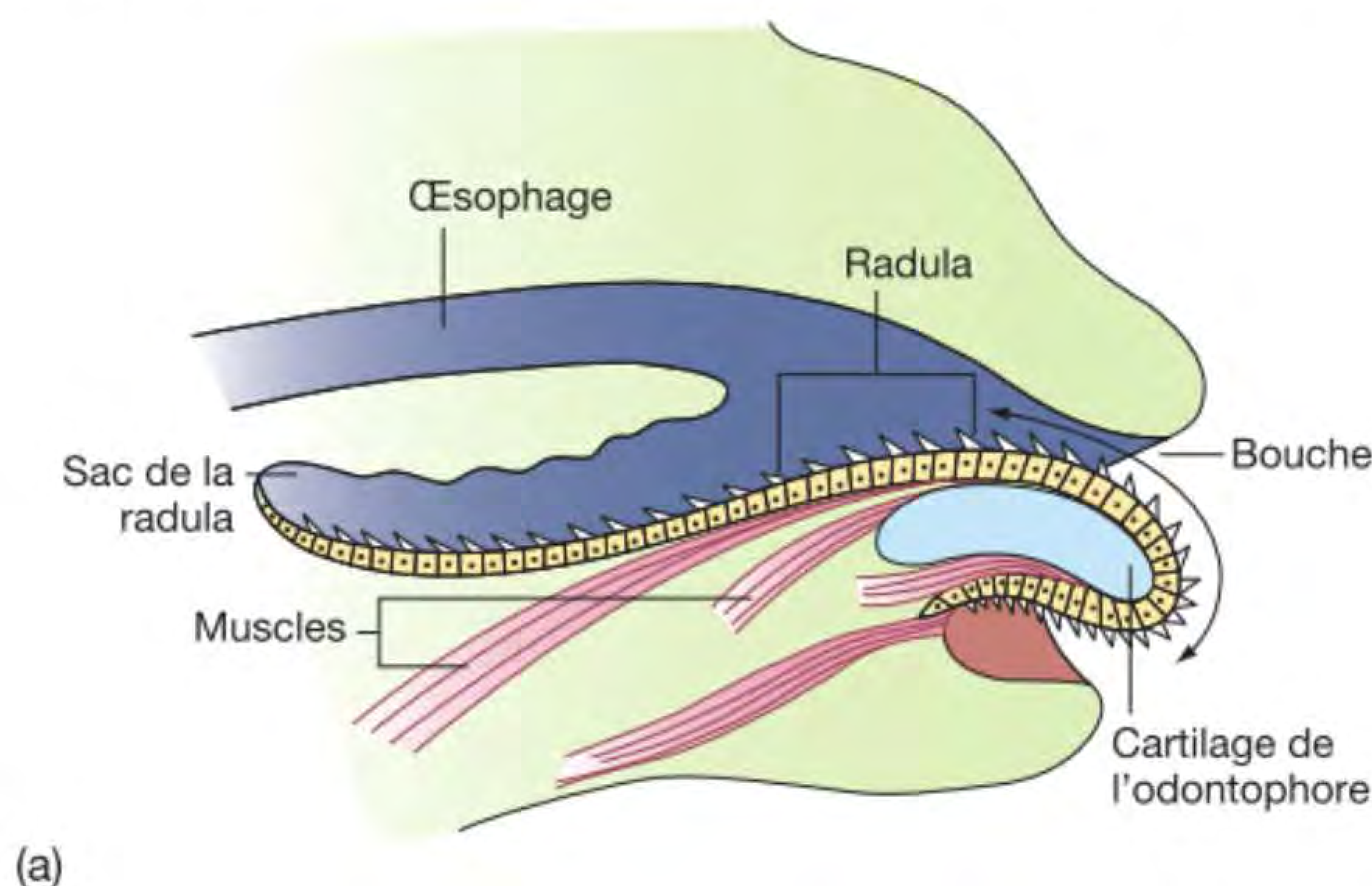



**FIGURE 11.3**

**Coquille et manteau du mollusque.** Une section transversale d'une coquille bivalve et du manteau montre les trois couches de la coquille et les régions du manteau responsables de la sécrétion de la coquille.



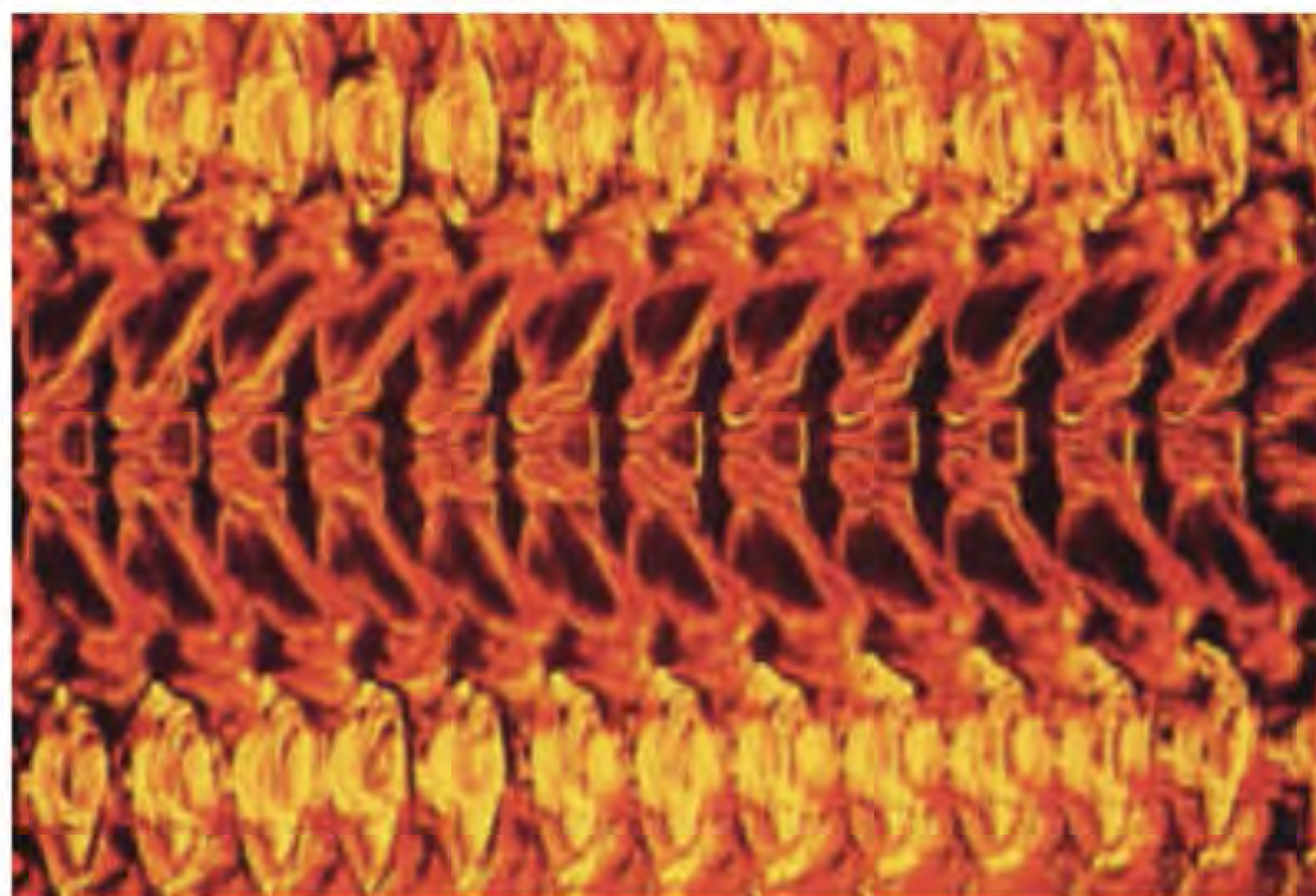




**FIGURE 11.4**

**Structure de la radula.** (*a*) L'appareil radulaire s'étend sur l'odontophore cartilagineux. Les muscles attachés à la radula l'entraînent à l'arrière et vers l'avant sur l'odontophore (voir flèches). (*b*) Micrographie de l'arrangement des dents radulaires du gastéropode marin *Nerita.* La structure d'une dent est une caractéristique taxonomique importante pour les zoologistes qui étudient les mollusques. *(a) De : « A LIFE OF INVERTEBRATES » 1979 W.D. Russel-Hunter.*

D'autres muscles, associés à la radula, assurent un mouvement de va-et-vient autour de son support. La nourriture est râpée, détachée de son substrat et passe dans le tractus digestif.

### Synthèse de la section 11.2

Le corps d'un mollusque est subdivisé en deux régions principales. La première, ensemble tête-pied (complexe céphalo-pédieux) comprend la bouche, des structures nerveuses et le pied musculaire utilisé pour la fixation et le déplacement. La masse viscérale (seconde région) contient les organes de la digestion, de la reproduction et de l'excrétion. Les structures caractéristiques des mollusques comprennent également le manteau, cavité du manteau (cavité palléale) et la radula (N. d. T. Attention ! La radula n'est pas présente chez les mollusques bivalves).

***Lesquelles des caractéristiques listées au début de cette section sont spécifiques des mollusques ?***

## 11.3 Classe des Gastéropodes (Gastropodes)

### Compétences à acquérir

1. Comparer les membres de la classe des gastéropodes à la forme générale du corps des mollusques.
2. Expliquer pourquoi l'homme s'intéresse aux membres de la classe des Gastéropodes.

La classe des Gastéropodes (Gr. *gaster*, tube digestif + *podos*, pied) inclut les escargots, les patelles et les limaces. Avec plus de 35 000 espèces vivantes (*voir Tableau 11.1*), c'est la classe la plus vaste et la plus diverse des mollusques. Ses membres occupent une grande variété d'habitats marins, d'eau douce et terrestre. La plupart des gens accordent peu d'intérêt aux gastéropodes à moins de faire la connaissance de *Helix pomatia* (N. d. T. l'escargot… de Bourgogne) dans un restaurant Français ou d'avoir le jardin envahi par les limaces et les escargots. Un rôle important des gastéropodes pour l'homme tient à ce que beaucoup d'entre eux sont des hôtes intermédiaires inclus dans le cycle de quelques trématodes parasites (*voir Chapitre 10*).

### Torsion

Une des modifications les plus significatives du corps de ces mollusques intervient très tôt dans le développement. La **torsion** de 180° dans le sens inverse des aiguilles d'une montre intéresse la masse viscérale, le manteau et la cavité palléale. Elle positionne les branchies, l'anus et les ouvertures des systèmes excréteur et reproducteur juste derrière la tête et le système nerveux et tord le tube digestif qui prend la forme d'un U (Figure 11.5).

La signification adaptative de la torsion est spéculative ; toutefois, trois avantages possibles peuvent être envisagés. Le premier est que, sans torsion, la rétraction du corps à l'intérieur de la coquille débuterait par le pied et se terminerait par la tête, partie la plus vulnérable. Avec la torsion, c'est l'inverse ; la tête est donc protégée face à d'éventuels prédateurs. Chez certains escargots (N. d. T. escargots est pris dans un sens très large), un **opercule**, de nature protéique et, parfois, calcaire, porté par le bord postérieur du pied, optimise la protection. Quand le pied est rétracté, l'opercule ferme l'ouverture de la

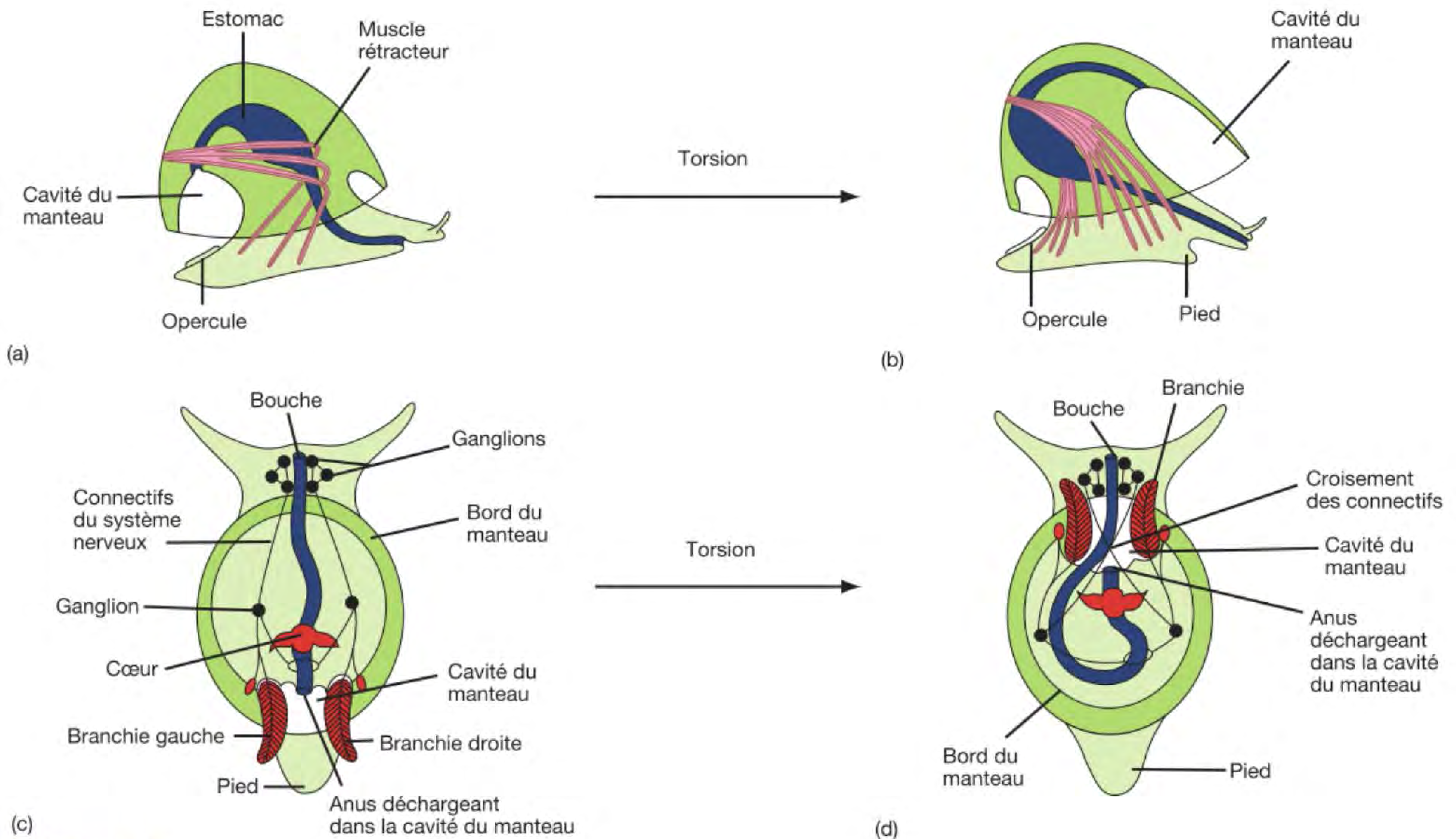



**FIGURE 11.5**

**Torsion chez les Gastéropodes.** (*a*) Larve de gastéropode avant la torsion. Noter l'ouverture postérieure de la cavité du manteau et le tube digestif rectiligne. (*b*) Après la torsion, le tube digestif décrit une boucle et la cavité du manteau est ouverte vers l'avant, près de la tête. Le pied se rétracte dans la coquille et l'opercule ferme l'ouverture de celle-ci. (*c*) Un adulte ancestral hypothétique, montrant la disposition des organes avant la torsion. (*d*) Les gastéropodes modernes adultes ont une cavité du manteau qui s'ouvre antérieurement et un tractus digestif qui décrit une boucle. *D'après L. Hyman*, The Invertebrates, Volume VI. Copyright 1967 McGraw-Hill, Inc. Utilisé avec autorisation.

coquille, prévenant la déshydratation en cas de sécheresse excessive. Le second avantage est fourni par la position de la cavité palléale, amenée à l'avant de l'animal après la torsion : elle reçoit et est parcourue par de l'eau propre et non de l'eau contaminée par des dépôts remués par les mouvements de reptation de l'animal. Enfin, la torsion des organes sensoriels du manteau et leur regroupement autour de la région de la tête, rendent l'escargot plus réceptif aux stimuli émanant du milieu et propagés dans la direction selon laquelle il se déplace.

Il faut noter, dans la Figure 11.5*d*, que, après la torsion, l'anus et les néphridies se déchargent dorsalement à la tête créant des problèmes d'insalubrité. Toutefois, de nombreux dispositifs semblent apporter des solutions efficaces. L'eau et les déchets qu'elle véhicule quittent la cavité au travers d'encoches ou d'ouvertures du manteau et de la coquille postérieurement à la tête. Certains gastéropodes subissent une détorsion secondaire d'environ 90° qui amène l'ouverture de la cavité sur le côté droit du corps, en arrière de la tête.

## Enroulement de la coquille

Les premiers fossiles de gastéropodes avaient une coquille enroulée dans un plan. Cet arrangement est moins fréquent chez les fossiles plus tardifs, vraisemblablement en raison de processus de croissance qui ont entraîné un encombrement plus important de la coquille. (Quelques escargots modernes, toutefois, sont retournés secondairement au type ancestral de coquille.)

Les coquilles des escargots modernes sont, le plus souvent, enroulées asymétriquement en une forme plus compacte, spiralée avec des tours successifs, chacun légèrement plus large et disposé ventralement par rapport au précédent (Figure 11.1*a*).

Cet agencement laisse moins de place aux organes disposés sur un côté de la masse viscérale. Cela peut entraîner leur régression. Ainsi des organes représentés en un seul exemplaire étaient sans doute pairs dans l'état ancestral. Cet aspect de l'organisation interne est décrit plus loin.

## Locomotion

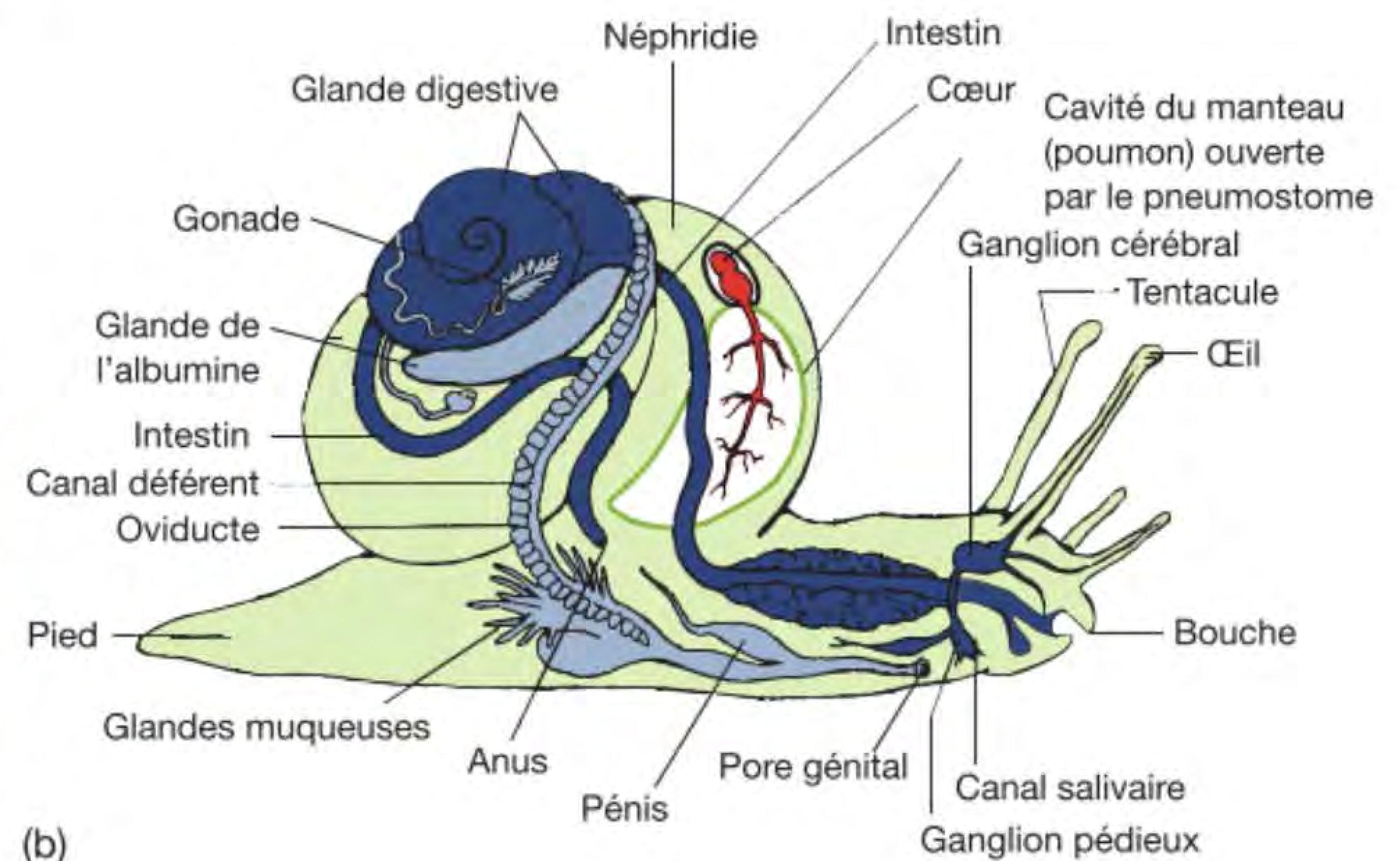
À peu près tous les gastéropodes ont un pied aplati, souvent cilié, riche en cellules glandulaires, avec lequel ils rampent sur le substrat (Figure 11.6*b*). Les plus petits mettent à profit les cils pour se propulser sur une traînée de mucus. Les plus gros utilisent la contraction des muscles qui se propagent par vagues d'un bout à l'autre de la surface pédieuse. Le pied de certains gastéropodes est modifié pour s'accrocher comme chez les ormeaux et les patelles ou pour nager comme chez les papillons de mer (N. d. T. thécosomes) et les lièvres de mer (N. d. T. aplysies).

## Nutrition et digestion

Beaucoup de gastéropodes se nourrissent d'algues ou d'autres petits organismes, attachés au substrat, qu'ils raclent avec leur radula. D'autres sont herbivores et se nourrissent de plantes de plus grande taille, ou nécrophages, ou parasites ou prédateurs.



(a)




(b)

**FIGURE 11.6**

**Structure d'un Gastéropode.** (*a*) Gastéropode terrestre (pulmoné) (*Orthaliculus*). (*b*) Structure interne du gastéropode pulmoné. La coquille n'est pas montrée et la masse viscérale devrait être couverte par le manteau. La portion du manteau qui entoure la cavité palléale est vascularisée et fonctionne comme un poumon. La cavité du manteau (ou cavité palléale) s'ouvre à l'extérieur par un pneumostome.

La portion antérieure du tractus digestif peut être modifiée en un proboscis extensible qui contient la radula. Cet organe est important pour les prédateurs qui doivent extraire la chair de leur proie localisée dans des endroits difficiles d'accès. Comme celui de la plupart des mollusques le tube digestif est cilié. La nourriture est emprisonnée dans des cordons de mucus et incorporée dans une masse mucoïde, appelée **protostyle**, qui se prolonge jusqu'à l'estomac et qui tourne sur elle-même, entraînée par les cils. Une glande digestive sécrète enzymes et acide dans l'estomac, libérant la nourriture piégée et provoquant sa digestion. Les déchets forment des pelotes fécales dans l'intestin.

## Autres fonctions de maintenance

Les échanges gazeux impliquent toujours la cavité palléale. Les gastéropodes primitifs ont deux branchies, les gastéropodes modernes en ont une, suite à l'enroulement. Certains ont une extension du manteau, appelée **siphon**, qui joue le rôle de tube inhalant. Les formes fouisseuses étendent le siphon à la surface du substrat pour faire entrer l'eau. Les branchies sont perdues ou réduites chez les escargots terrestres (classe des pulmonés) et leur surface d'échanges respiratoires est représentée par le manteau très richement vascularisé. Les contractions du manteau assurent la circulation de l'air et de l'eau dans la cavité palléale.

Les Gastéropodes, comme la plupart des mollusques (N. d. T. Attention, exception des Céphalopodes), ont un **appareil circulatoire ouvert**. Dans une partie du circuit, le sang quitte les vaisseaux, se répand dans des espaces appelés sinus et baigne directement les cellules (N. d. T. Le liquide circulant des systèmes ouverts porte généralement le nom d'hémolymphe alors que le sang caractérise les systèmes circulatoires fermés). Les mollusques ont un cœur comprenant un ventricule, musculaire et deux oreillettes. Suite à l'enroulement, certains, toutefois n'ont plus qu'une oreillette (*voir Figure 11.6b*).

En plus d'assurer le transport des nutriments, des déchets et des gaz, le liquide circulant des mollusques joue le rôle de squelette hydraulique. Un **squelette hydraulique** est un fluide sous pression qui peut être confiné dans des espaces et entraîner l'extension des structures corporelles et supporter le corps. En contractant les muscles, le fluide (le sang dans ce cas) est envoyé dans une structure éloignée et la pousse vers l'avant. L'exemple est celui des tentacules sensoriels présents sur la tête. Un tentacule, touché, se rétracte rapidement suite à la contraction des muscles rétracteurs. Il n'y a pas de muscles antagonistes. L'extension, progressive, dépend de la contraction de muscles éloignés qui injecte le sang dans le tentacule à partir des sinus sanguins adjacents.

Le système nerveux des gastéropodes primitifs (N. d. T. Gastéropodes de la sous-classe des Prosobranches) comprend six ganglions localisés dans le complexe céphalo-pédieux et la masse viscérale. La torsion entraîne le croisement des nerfs qui relient les ganglions (N. d. T. Les liens longitudinaux entre ganglions portent plus précisément le nom de connectifs ; la disposition croisée est dite streptineure et la disposition inverse est appelée euthyneure). L'évolution du système nerveux des gastéropodes s'est traduite par un décroisement des nerfs et la concentration et fusion des ganglions au niveau de la tête (*voir Figure 11.6b*).

Les gastéropodes ont un système sensoriel développé. Les structures photoréceptrices sont à la base ou au sommet des tentacules. Ce peut être de simples fossettes tapissées de cellules photoréceptrices ou, au contraire, de véritables yeux pourvus d'un cristallin et d'une cornée. Des statocystes sont dans le pied. Les osphradies sont des chémorécepteurs localisés dans la paroi antérieure de la cavité palléale et détectant sédiments et produits chimiques dans l'eau inhalée ou l'air. Les osphradies des gastéropodes prédateurs aident à détecter les proies.

Les gastéropodes primitifs ont deux néphridies. Chez les autres, et toujours pour la même raison, la néphridie droite a disparu. La néphridie est un sac à paroi plissée en relation avec la cavité péricardique (vestige cœlomique). Les substances excrétables proviennent principalement des fluides filtrés et sécrétés dans le cœlome à partir du sang. L'urine ainsi formée peut être modifiée par réabsorption sélective de certains ions et de molécules organiques. La néphridie s'ouvre dans la cavité palléale ou, chez les escargots terrestres, sur le côté droit du corps adjacent à la cavité palléale et à l'ouverture anale. Les espèces aquatiques excrètent l'ammoniaque qui peut être ainsi diluée dans l'eau. Les espèces terrestres convertissent l'ammoniaque en une forme moins toxique, l'acide urique. L'acide urique, relativement insoluble dans l'eau et moins toxique, peut être éliminé sous forme semi-solide.

Video
**Fourmi-chenille Mutualisme**

## Reproduction et développement

Beaucoup de gastéropodes marins sont dioïques. Les gonades se localisent dans les spires de la masse viscérale (*voir Figure 11.6b*). Les conduits évacuent les gamètes dans la mer et la fécondation est externe.

Beaucoup d'autres sont monoïques et la fécondation croisée interne est la règle. La copulation est un échange mutuel de sperme dans lequel un partenaire joue le rôle de mâle et l'autre de femelle. Un pénis se différencie à partir d'un repli de la paroi du corps et une partie du tractus femelle est devenu glandulaire et sécrète du mucus, une gelée protectrice ou une capsule autour de l'œuf fécondé. Certains escargots monoïques sont protandriques, c'est-à-dire qu'ils développent d'abord des testicules et, après leur dégénérescence, les ovaires matures.

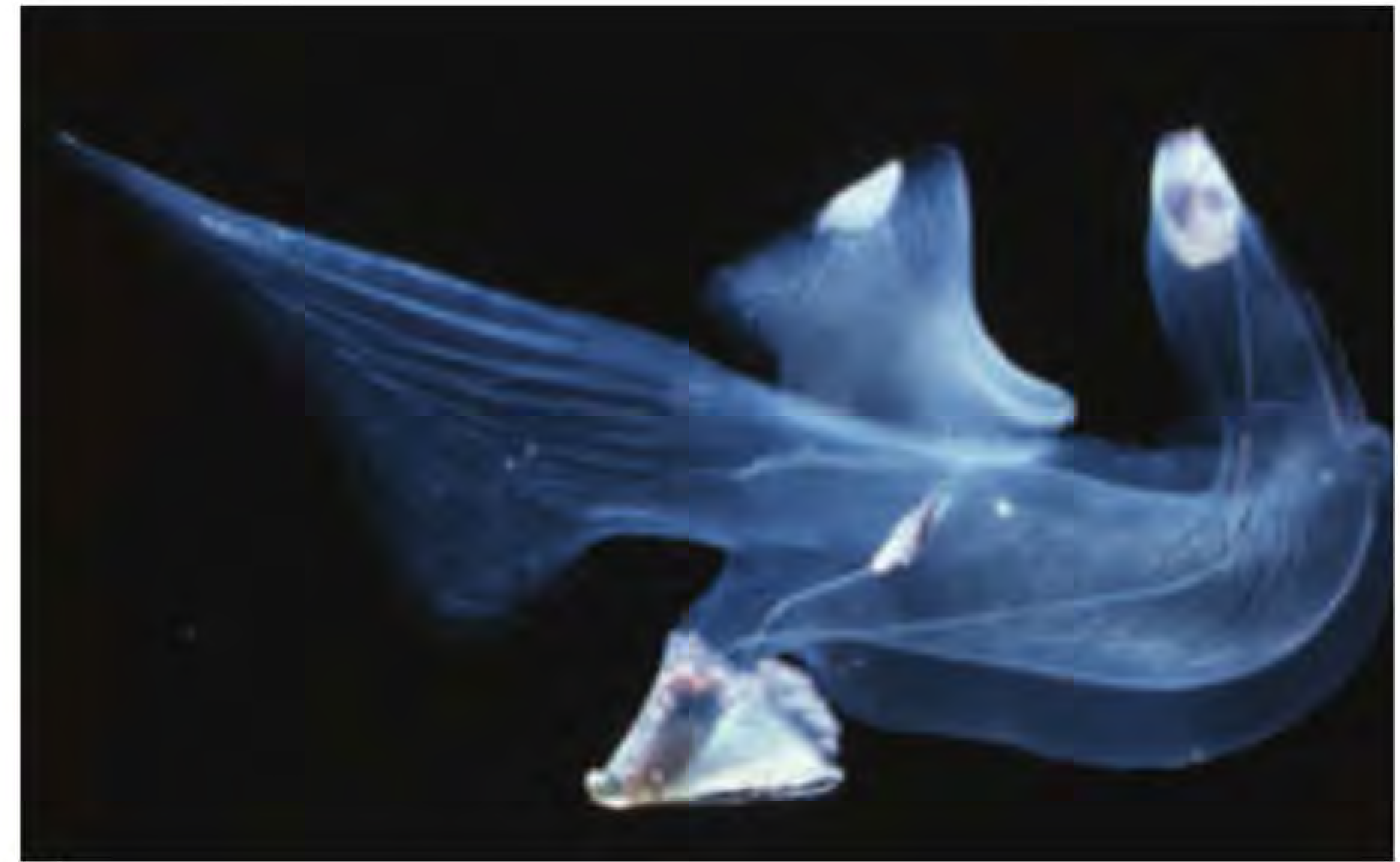
Les œufs sont émis isolément ou regroupés en amas pour la fécondation externe. Dans le cas d'une fécondation interne les œufs sont rassemblés dans des cordons ou des amas gélatineux. Les œufs de grande taille et riches en vitellus des gastéropodes terrestres sont déposés dans des environnements humides, comme la litière d'une forêt et une coque calcaire peut les encapsuler. Chez la plupart des formes marines, le clivage spiral de l'œuf libère, à l'éclosion, une larve nageuse, la **larve trochophore**, qui évolue en une autre forme larvaire, libre et nageuse, la **larve véligère**, pourvue d'un pied, d'yeux, de tentacules et d'une coquille. Parfois le stade trochophore est supprimé et la véligère est la forme larvaire primaire. La torsion se déroule durant le stade véligère. La larve tombe sur le fond et se métamorphose en un juvénile puis un adulte.

## Diversité des Gastéropodes

Le groupe le plus important est la sous-classe des Prosobranches. Les 20 000 espèces qu'elle renferme sont principalement marines, mais quelques-unes occupent les eaux douces ou le milieu terrestre. Ce sont, dans leur grande majorité, des herbivores ou des détritivores (N. d. T. consommateurs de débris animaux ou végétaux en cours de décomposition, déposés sur le fond ou sur le sol) ; d'autres sont carnivores. Certaines des espèces carnivores injectent un venin dans leurs proies, poissons, mollusques ou annélides, au moyen de leur radula, modifiée en une structure creuse et ressemblant à un harpon. Dans les gastéropodes prosobranches se rangent les familles d'escargots marins (N. d. T. littorines, murex, buccins, patelles…) et les ormeaux. La sous-classe inclut également les hétéropodes. Ce sont des prédateurs voraces, à coquille réduite ou absente. Le pied est modifié en une sorte de nageoire ondulante qui propulse l'animal dans l'eau (Figure 11.7*a*).

Les membres de la sous-classe des Opisthobranches comprennent les lièvres de mer (aplysies), les limaces de mer (N. d. T. nudibranches) et les formes apparentées (Figure 11.7*b*). Ce sont des organismes marins dont le nombre d'espèces ne dépasse pas 2 000. La coquille, la cavité palléale et les branchies sont réduites ou perdues, mais ils ne sont pas sans défenses. Beaucoup utilisent contre leurs prédateurs les nématocystes de cnidaires dont ils se sont nourris. Les ptéropodes ont un pied modifié en lobes fins dont ils se servent pour nager.

La sous-classe des Pulmonés compte 17 000 espèces essentiellement dulcicoles ou terrestres (*voir Figure 11.6*). Ce sont principalement des herbivores pourvus d'une longue radula avec laquelle ils râpent le matériel végétal. Le toit de la cavité palléale est richement vascularisé et joue le rôle de poumon. L'air entre et sort par un orifice de la cavité palléale, le **pneumostome**. À côté des escargots terrestres (N. d. T. genre *Helix* ; par exemple) et aquatiques (N. d. T. Planorbes, physes et Limnées, par exemple), la sous-classe renferme les limaces terrestres (Figure 11.7*c*).



(a)



(b)



(c)

**FIGURE 11.7**

**Variations dans la forme du corps des Gastéropodes.** Sous-classe des Prosobranches. Cet hétéropode (*Carinaria*) est un prédateur qui nage, la tête en bas, en haute mer. Son corps est pratiquement transparent. La tête est à droite, la coquille est au-dessous, à gauche. Les hétéropodes appartiennent à une superfamille des prosobranches comprenant des escargots nageurs de haute mer pourvus d'un pied en forme de nageoire et d'une coquille réduite. (*b*) Sous-classe des Opisthobranches. Les nudibranches très colorés n'ont pas de coquille ni de cavité du manteau. Les projections présentes sur la face dorsale interviennent dans les échanges respiratoires. Chez quelques nudibranches, elles sont armées de nématocystes pour la protection. Les nudibranches ont pour proies des animaux sessiles comme les coraux à corps mou et les éponges. (*c*) Sous-classe des Pulmonés. Les limaces terrestres comme celle qui est représentée (*Ariolimax columbianus*) n'ont pas de coquille. Noter l'ouverture du poumon (pneumostome).

### Synthèse de la section 11.3

La classe des Gastéropodes (ou gastropodes) est la plus vaste des classes de mollusques. Les membres de cette classe occupent une grande variété d'habitats et sont également des hôtes intermédiaires pour d'importants parasites de l'homme. La torsion est un processus du développement qui change l'orientation de la masse viscérale et de l'ensemble tête-pied. Les coquilles, lorsqu'elles sont présentes, sont généralement enroulées. Les gastéropodes ont plusieurs caractères structuraux et attributs fonctionnels spécifiques de chacune des sous-classes et présentent des particularités adaptatives à des milieux particuliers.

***La plupart des gastéropodes ont des coquilles qui les protègent de la dessiccation et des prédateurs. Les limaces, toutefois, n'en ont pas. Citez un de leurs mécanismes de défense.***

## 11.4 Classe des Bivalves

### Compétences à acquérir

1. Comparer le plan d'organisation des bivalves au plan d'organisation général des mollusques.
2. Analyser l'effet de l'accumulation de sédiments résultant de l'érosion sur des écosystèmes de rivière renfermant des populations de bivalves.

Avec à peu près 30 000 espèces, la classe des Bivalves (L. *bis*, deux + *valva*, feuille) est la seconde grande classe des mollusques. Elle inclut les clams, huîtres, moules et coquilles Saint-Jacques (*voir Tableau 11.1*). Un manteau à deux lobes et une coquille à deux valves (d'où le nom de la classe) couvrent ces animaux comprimés latéralement. Beaucoup de bivalves sont comestibles et quelques-uns produisent des perles. Parce que beaucoup d'entre eux se nourrissent par filtration, ils sont importants et précieux dans l'élimination des bactéries des eaux polluées.

### Coquille et structures associées

Les deux moitiés convexes de la coquille sont des **valves**. Le long du bord dorsal de la coquille se trouve une charnière et des séries de modifications en saillies et creux, appelées dents, qui préviennent le déboîtement des valves (Figure 11.8). La partie la plus ancienne de la coquille est le **umbo**, une aire proéminente près de la marge antérieure de la coquille. Bien que formée de deux valves la coquille est, embryologiquement, une structure unique. La coquille est continue le long de la bordure dorsale, mais le manteau, dans la région de la charnière, sécrète des quantités élevées de protéines et relativement peu de carbonate de calcium. Le résultat en est la formation d'un ligament élastique au niveau de la charnière. L'élasticité de ce ligament assure l'ouverture des valves quand certains muscles se relâchent (N. d. T. Le ligament est qualifié d'abducteur alors que les muscles sont dits adducteurs).

Les muscles adducteurs aux deux extrémités de la région dorsale ferment la coquille. Quiconque a tenté d'écarter les valves d'un mollusque a connu l'efficacité de ces muscles. C'est important pour ces mollusques et représente leur première défense vis à vis des étoiles de mer prédatrices. Le Chapitre 16 explique comment les étoiles de mer se sont adaptées pour contourner cette stratégie de défense.

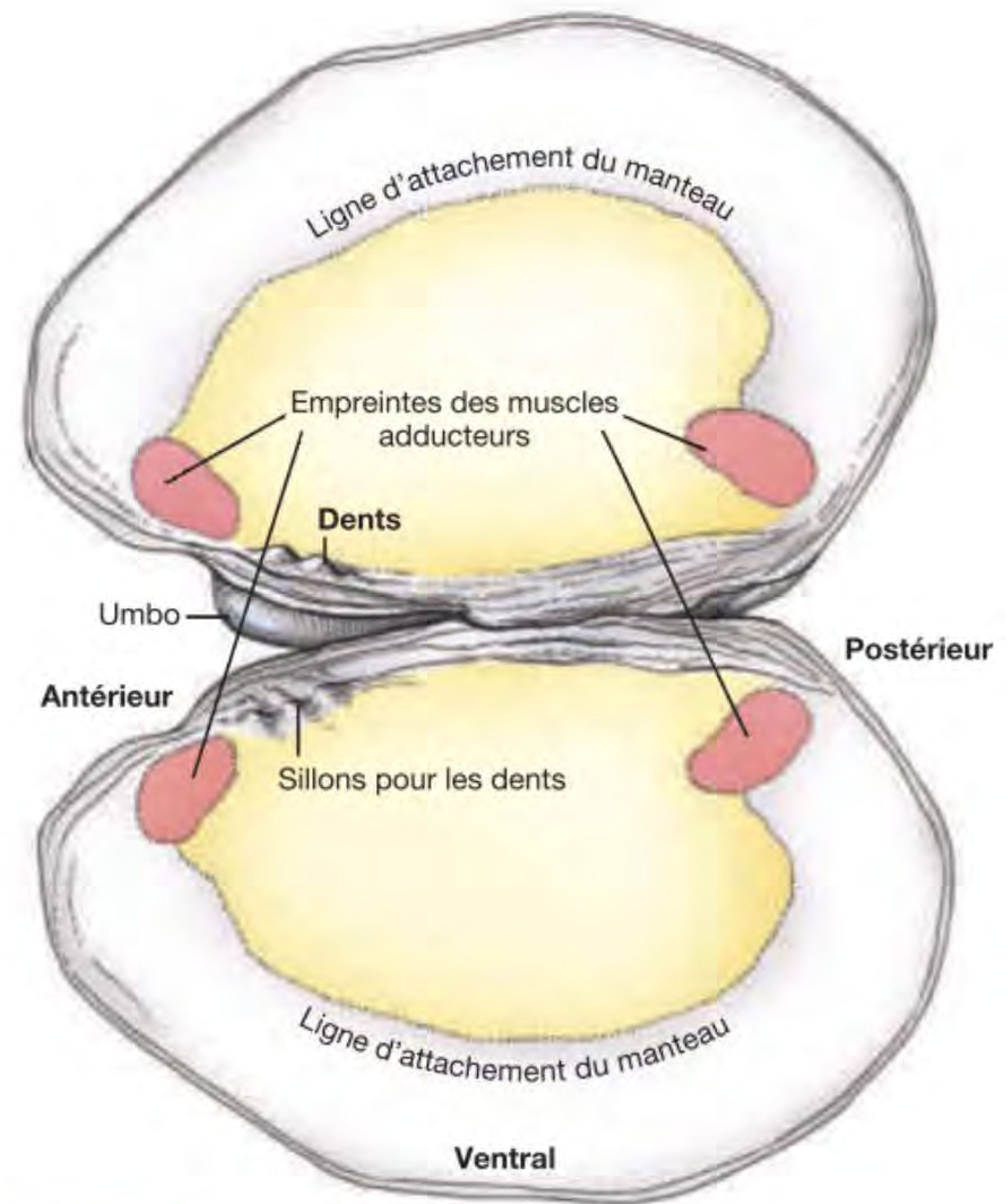



**FIGURE 11.8**

**Vue interne d'une coquille bivalve.** L'umbo est la partie la plus ancienne de la coquille. Au cours de la croissance, le manteau dépose la coquille en couches concentriques de croissance.

Le manteau des bivalves s'attache à la coquille autour des muscles adducteurs et près de sa bordure. Si un grain de sable ou un parasite se loge entre la coquille et le manteau, celui-ci sécrète de la nacre autour de l'intrus et une perle se forme graduellement. Les huîtres du Pacifique (*Pinctada margaritifera* et *Pinctada mertensi*) élaborent des perles de la plus haute qualité.

### Échanges gazeux, nutrition par filtration et digestion

Les adaptations des bivalves à un mode de vie sédentaire et une nutrition par filtration (N. d. T. ils sont encore qualifiés de « suspensivores ») se sont accompagnées de la perte de la région céphalique (N. d. T. les bivalves sont encore dits acéphales) et de la radula avec, sauf pour quelques-uns, l'expansion des branchies couvertes de cils. Les branchies forment des feuillets plissés (les lamelles branchiales) avec un bord attaché au pied et l'autre au manteau. La région de la cavité palléale située ventralement aux branchies est la région inhalante alors que la partie dorsale est exhalante (Figure 11.9*a*). Les cils entraînent l'eau dans la cavité au travers d'une ouverture entrante ou inhalante du manteau. Cette ouverture, chez certains, se situe à l'extrémité du siphon, extension du manteau comme nous l'avons déjà signalé. Un bivalve qui fouit le substrat dans lequel il s'enfonce allonge le siphon jusqu'à la surface pour prendre la nourriture et assurer les échanges gazeux. L'eau en mouvement passe au travers de pores minuscules à la surface des branchies puis dans des canaux verticaux appelés tubes aquatiques. A ce niveau, sang et eau sont à proximité et les échanges gazeux

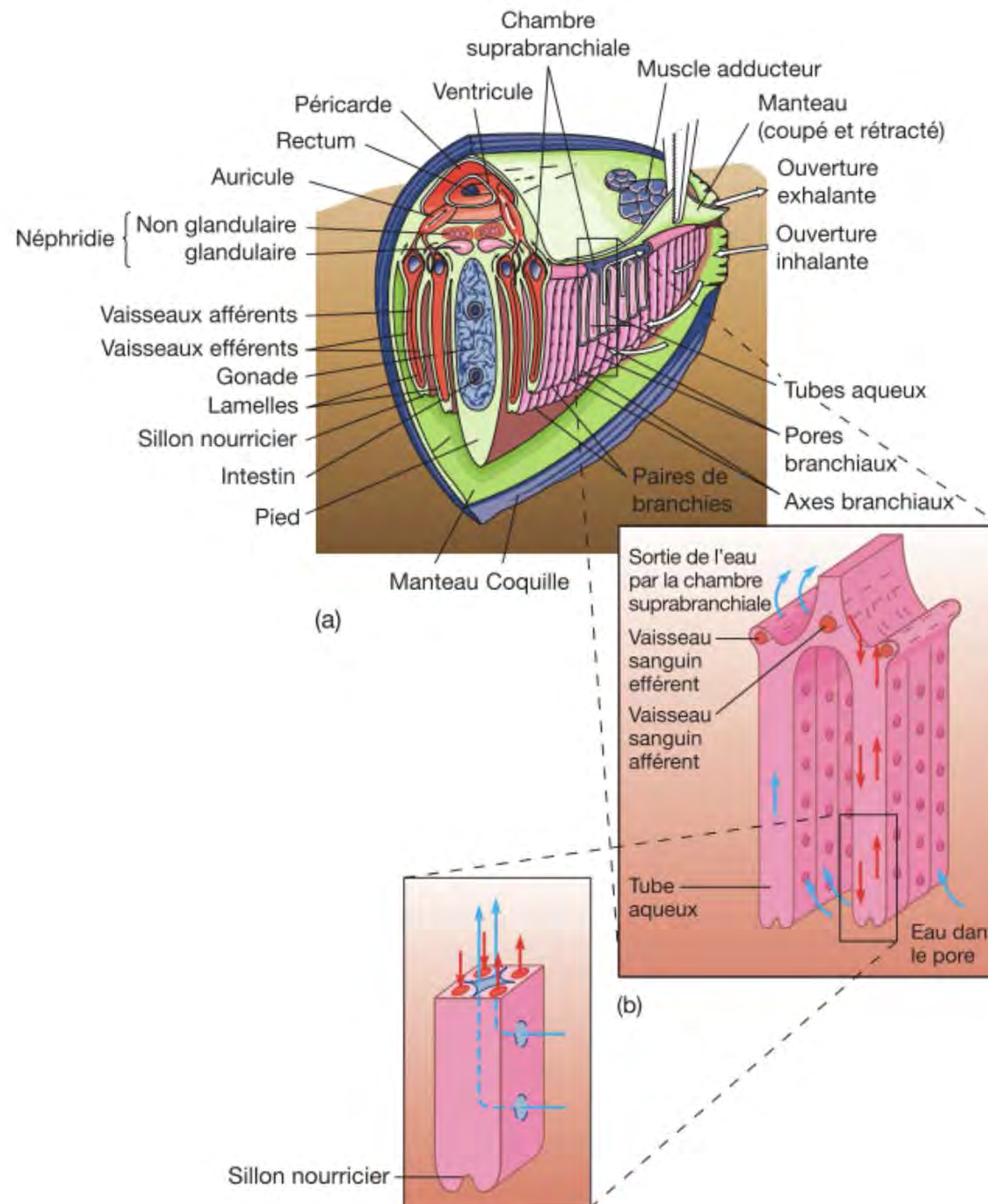



**FIGURE 11.9**

**Branchie lamellibranche d'un bivalve.** (*a*) Les flèches blanches indiquent les courants d'eau inhalant et exhalant. (*b*) Section transversale dans une portion de branchie. L'eau qui passe dans un tube aqueux est très proche du sang. Eau et sang échangent les gaz au niveau des tubes aqueux. Les flèches bleues montrent la voie suivie par l'eau et les flèches rouges celle suivie par le sang.

s'effectuent par diffusion (Figure 11.9*b*). L'eau quitte le bivalve au niveau d'une région de la cavité palléale dorsale appelée chambre suprabranchiale et au travers d'une ouverture sortante ou exhalante du manteau (Figure 11.9*a*).

Les branchies piègent les particules alimentaires entraînées dans la cavité palléale. Les zoologistes pensaient initialement que la capture dépendait d'une action des cils. Toutefois, des études récentes montrent que les particules alimentaires et les cils sont peu en contact. Le mécanisme de capture n'est pas clair mais, les particules une fois piégées, le mouvement des cils les regroupe dans des **sillons nourriciers** localisés le long des marges dorsale et ventrale des branchies. Ces sillons, ciliés, déplacent la nourriture vers la bouche. Les cils qui recouvrent la surface des **palpes labiaux** qui entourent la bouche participent au tri des particules nutritives filtrées. Les cils font progresser les petites particules vers la bouche et écartent les plus grosses vers les bords des palpes et des branchies. Le matériel rejeté, appelé pseudofèces, tombe ou emprunte la voie d'un sillon cilié du manteau qui les dirige postérieurement. L'eau propulsée à l'extérieur les évacue hors de la cavité palléale.

Le tractus digestif des bivalves est similaire à celui des autres mollusques (Figure 11.11*a*). Les particules qui pénètrent dans l'œsophage sont engluées dans un cordon muqueux qui se prolonge jusqu'à l'estomac et qui tourne sur lui-même entraîné par le mouvement de cils. Le système comprend une masse mucoïde solide en forme de tige, le **stylet cristallin** (N. d. T. **ou tige cristalline**) qui se projette dans l'estomac à partir d'un diverticule qui porte le nom de sac du stylet. Le stylet renferme des enzymes de digestion des hydrates de carbone et des lipides. Il s'appuie sur une plaque chitineuse de la paroi de l'estomac connue sous le nom de **bouclier gastrique** et est animé d'un mouvement de rotation provoqué par les cils du sac. Ce mouvement et l'acidité stomacale érodent l'extrémité du stylet et libèrent les enzymes. Simultanément le cordon muqueux s'enroule autour du stylet qui le tracte en même temps qu'il le disloque et sépare les particules qui subiront un début de dégradation. Plus loin, le tri est assuré et le matériel indigestible est envoyé vers l'intestin. Le matériel partiellement digéré pénètre dans une glande digestive où la dégradation se complète à l'intérieur des cellules. Les restes non digérés remontent à l'estomac et sont refoulés dans l'intestin. L'intestin débouche dans l'anus qui s'ouvre au voisinage de l'orifice de sortie du manteau. Le courant d'eau évacue les fèces.

Video Locomotion du clam

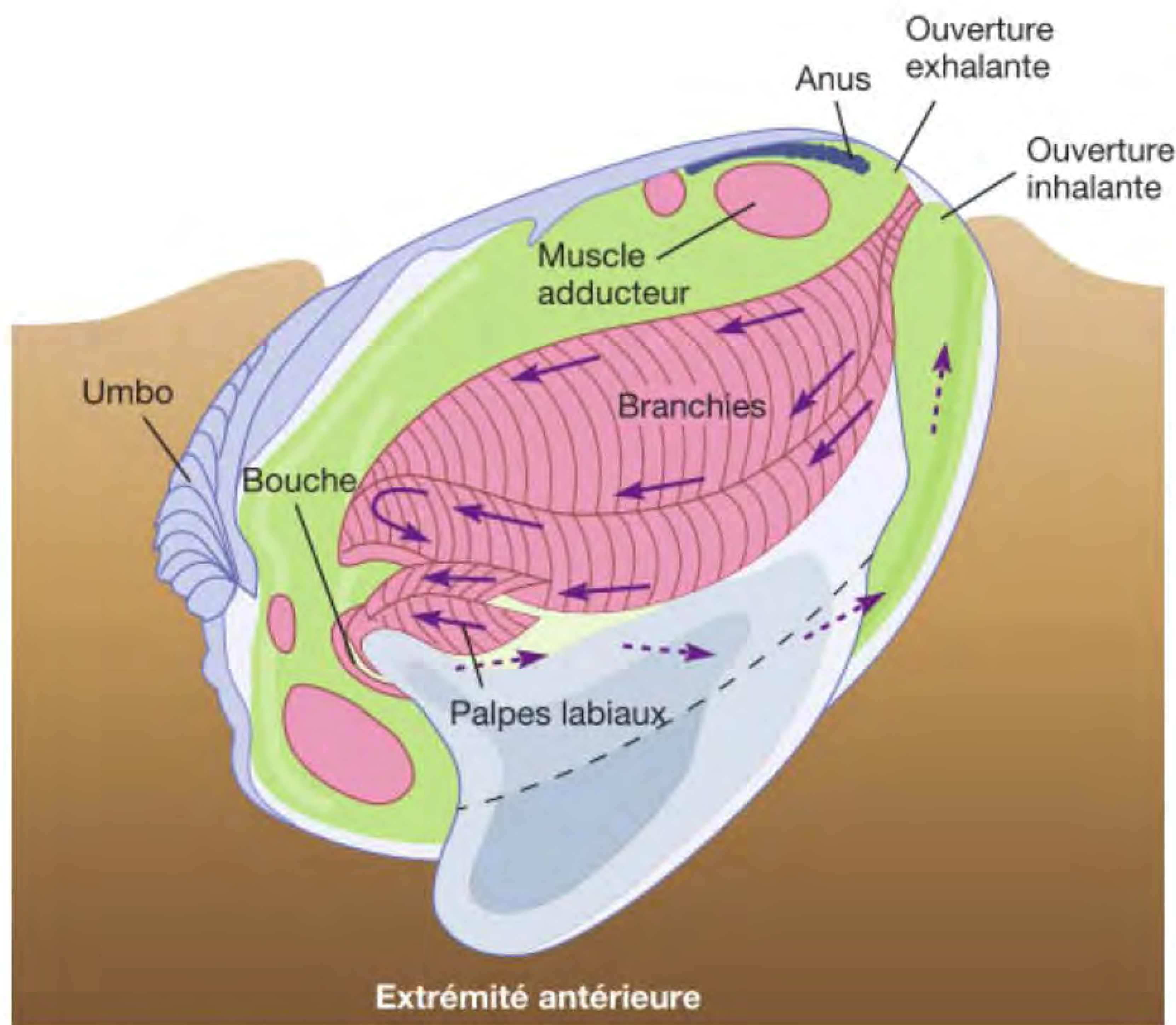



**FIGURE 11.10**

**Nutrition du bivalve.** Les flèches pourpres pleines indiquent le trajet suivi par les particules alimentaires après leur filtration par les branchies. Les flèches pourpres en pointillés montrent celui des particules rejetées par les branchies et les palpes labiaux.

## Les autres fonctions de maintenance

Les bivalves ont un appareil circulatoire ouvert. Le sang (N. d. T. voir remarque précédente sur sang et hémolymphe) s'écoule du cœur vers les sinus, les néphridies, les branchies et revient au cœur (Figure 11.12). Le manteau est un site additionnel pour l'oxygénation. Chez certains bivalves, une aorte séparée délivre directement le sang au manteau. Les néphridies, au nombre de deux, sont situées sous le cœlome péricardique. Les tubes néphridiens communiquent avec le cœlome et, à l'autre extrémité, avec les néphridiopores qui s'ouvrent dans la région antérieure de la chambre suprabranchiale (*voir Figure 11.11*).

Le système nerveux des bivalves comprend trois paires de ganglions interconnectées associées à l'œsophage, le pied et le muscle adducteur postérieur. La bordure du manteau est le principal organe sensoriel. Elle renferme toujours des cellules sensorielles, peut porter des tentacules sensoriels et des photorécepteurs. Chez quelques espèces (les coquilles Saint-Jacques, par exemple), les photorécepteurs sont des yeux complexes avec cristallin (lentille) et cornée. Les autres récepteurs sensoriels sont les statocystes, près du ganglion pédieux et une osphradie, dans le manteau, sous le muscle adducteur postérieur.

## Reproduction et développement

La plupart des bivalves sont dioïques (sexes séparés). Quelques-uns sont monoïques et, parmi eux, certains sont protandriques. Les gonades sont dans la masse viscérale et entourent les boucles de l'intestin. Les conduits génitaux s'ouvrent directement dans la cavité palléale ou via les néphridiopores auxquels ils aboutissent.

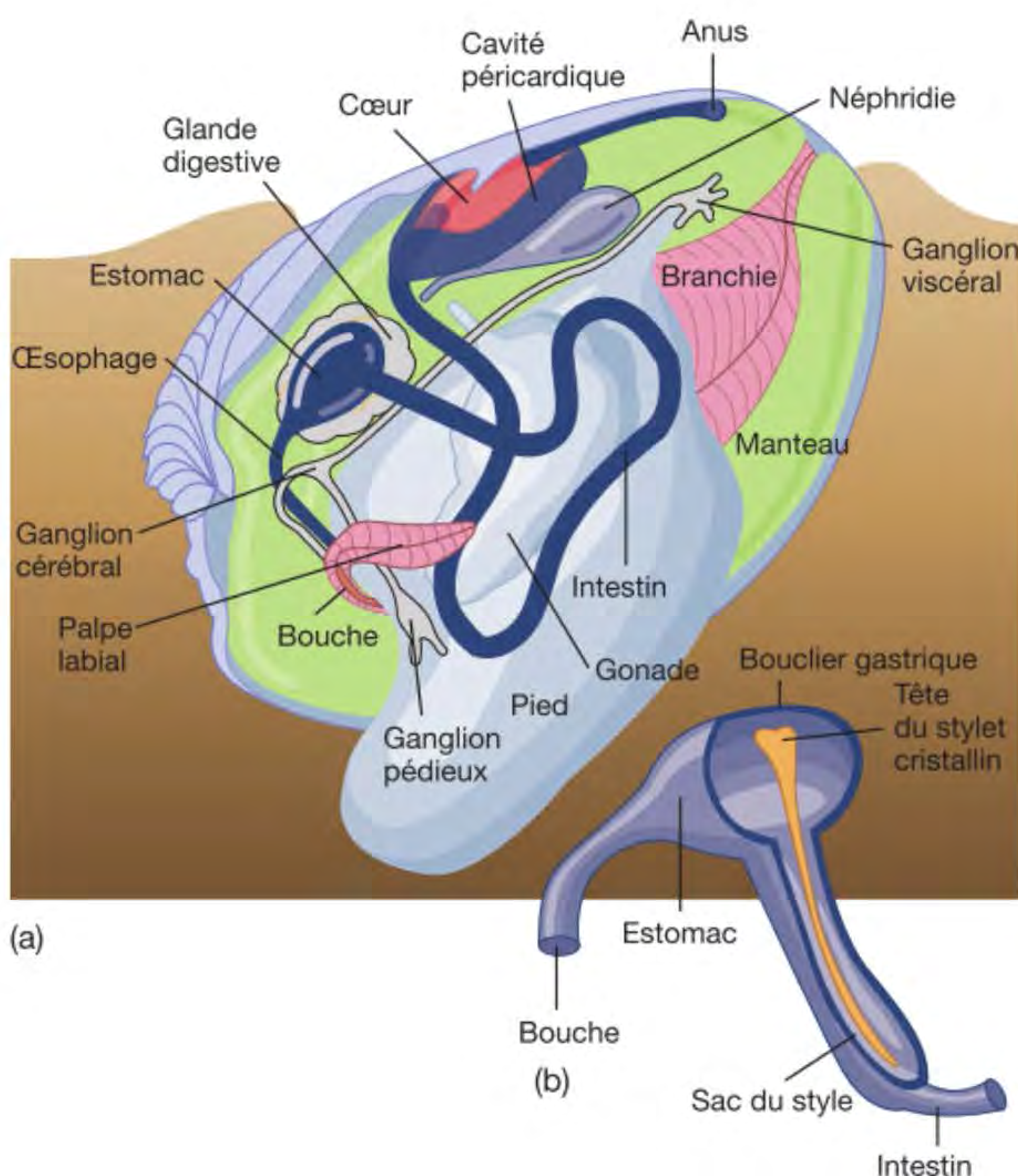



**FIGURE 11.11**

**Structure d'un bivalve.** (*a*) Organisation interne. (*b*) Estomac du bivalve avec le stylet cristallin et les structures associées.

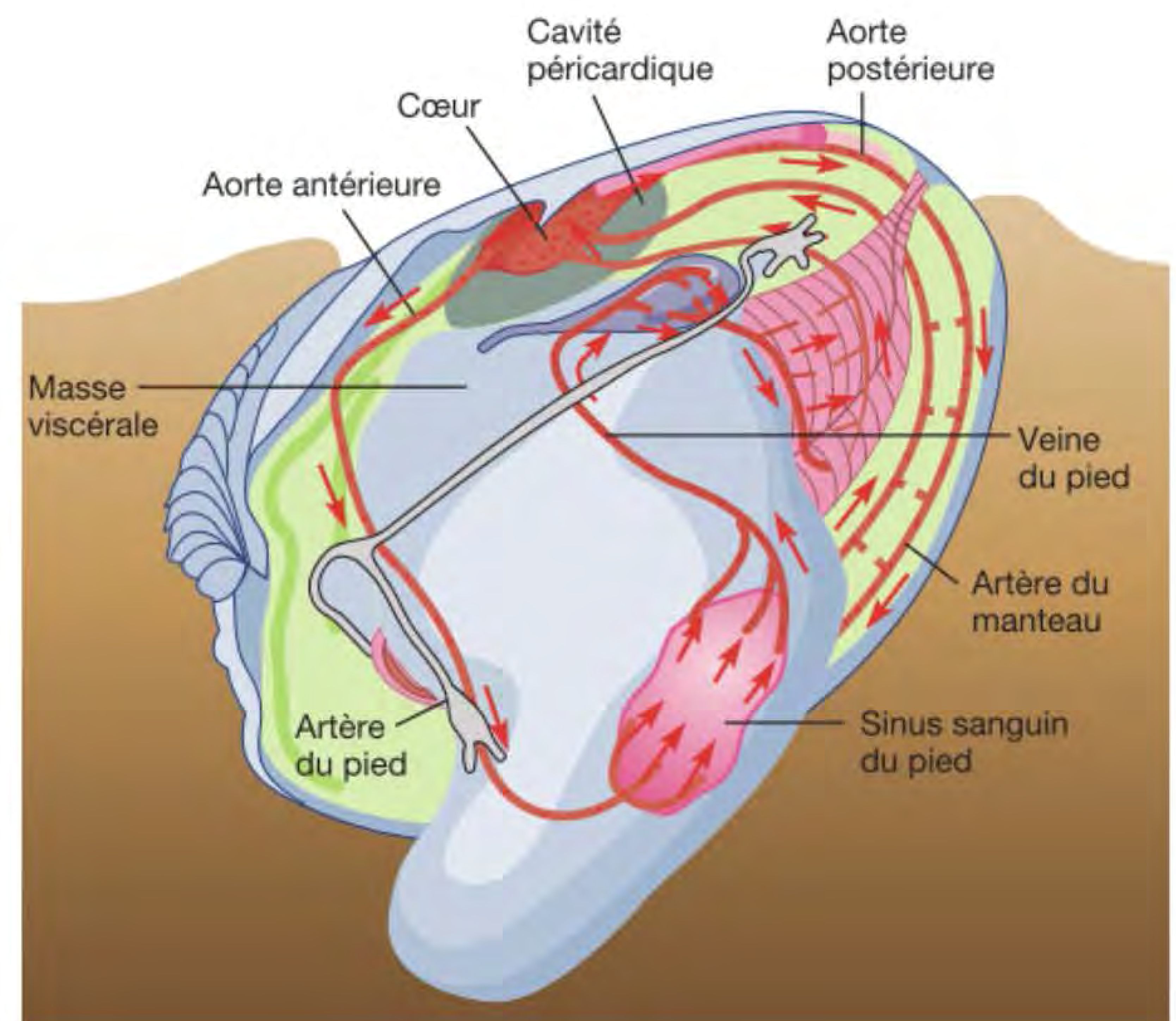
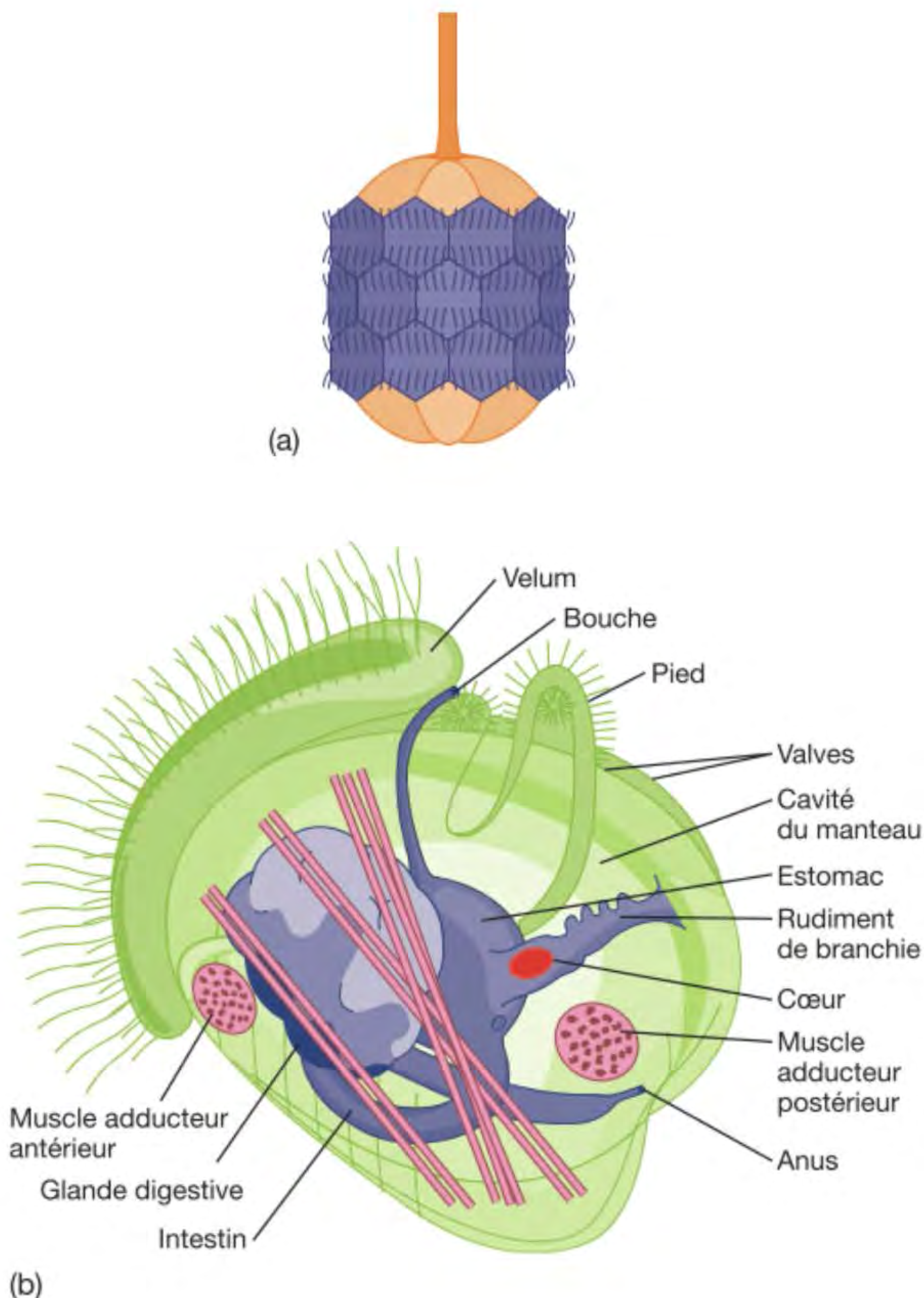



**FIGURE 11.12**

**Circulation du bivalve.** Le sang s'écoule (flèches rouges) de l'unique ventricule du cœur vers les sinus tissulaires par les aortes antérieure et postérieure. Des sinus, le sang est entraîné vers les néphridies, les branchies puis vers les auricules du cœur. Chez tous les bivalves le manteau est un site supplémentaire d'oxygénation. Chez quelques bivalves, une aorte séparée délivre le sang au manteau. Le sang retourne directement au cœur. Le ventricule des bivalves est toujours enroulé autour de l'intestin. En conséquence, la cavité péricardique (le coelome) renferme le cœur et une portion du tractus digestif.

La plupart des bivalves pratiquent la fécondation externe. Les gamètes sont évacués via la chambre suprabranchiale et l'ouverture exhalante du manteau. Le développement passe par les stades larvaires trochophore et véligère (Figure 11.13*a*, *b*). La véligère se pose et se métamorphose.




Beaucoup de bivalves d'eau douce portent les jeunes (N. d. T. Ils sont vivipares). La fécondation se déroule dans la cavité palléale et les spermatozoïdes sont amenés par le courant d'eau. Certains couvent les œufs dans leurs branchies et les stades trochophore et véligères sont raccourcis. Les jeunes clams tombent des branchies. Les bivalves d'eau douce de la famille des Unionidés couvent les œufs jusqu'à l'éclosion d'une larve véligère modifiée, la **larve glochidium** qui parasite les poissons (Figure 11.13*c*). Ces larves possèdent deux petites valves et, chez certaines espèces, des crochets en forme de dents. Les larves sont expulsées et tombent sur le substrat. La plupart meurent. Si un poisson, toutefois, entre en contact avec une larve, celle-ci s'accroche aux branchies, aux nageoires ou à une autre partir du corps et se nourrit du tissu de l'hôte. Ce dernier réagit et forme un kyste autour de la larve. Le manteau de certains bivalves d'eau douce a subi des modifications qui forment des leurres qui attirent les poissons prédateurs. Quand le prédateur s'approche du leurre, le bivalve éjecte les larves qui se fixent à lui (Figure 11.14). Après plusieurs semaines de développement au cours desquelles la larve se métamorphose progressivement les juvéniles, de très petite taille, se détachent de l'hôte, tombent et adoptent le mode de nutrition par filtration. Le glochidium est une forme de dispersion et a probablement peu d'effet sur le poisson.

## Diversité des bivalves

Les bivalves vivent dans pratiquement tous les habitats aquatiques (Figure 11.15). Ils peuvent s'enfouir complètement ou partiellement dans le sable ou la vase ; s'attacher à des substrats solides ou forer le bois, le corail ou la pierre.

Les bords du manteau des formes fouisseuses fusionnent généralement pour délimiter des ouvertures distinctes de la cavité palléale (siphons). La fusion canalise et dirige l'eau enlevée de la cavité palléale durant le fouissage et empêche le sédiment de s'accumuler dans celle-ci. Certains des bivalves qui vivent plus en surface s'attachent au substrat, soit par des filaments de nature protéique appelés filaments du byssus, productions d'une glande située à la base du pied (N. d. T. la glande byssogène) soit par cimentation à



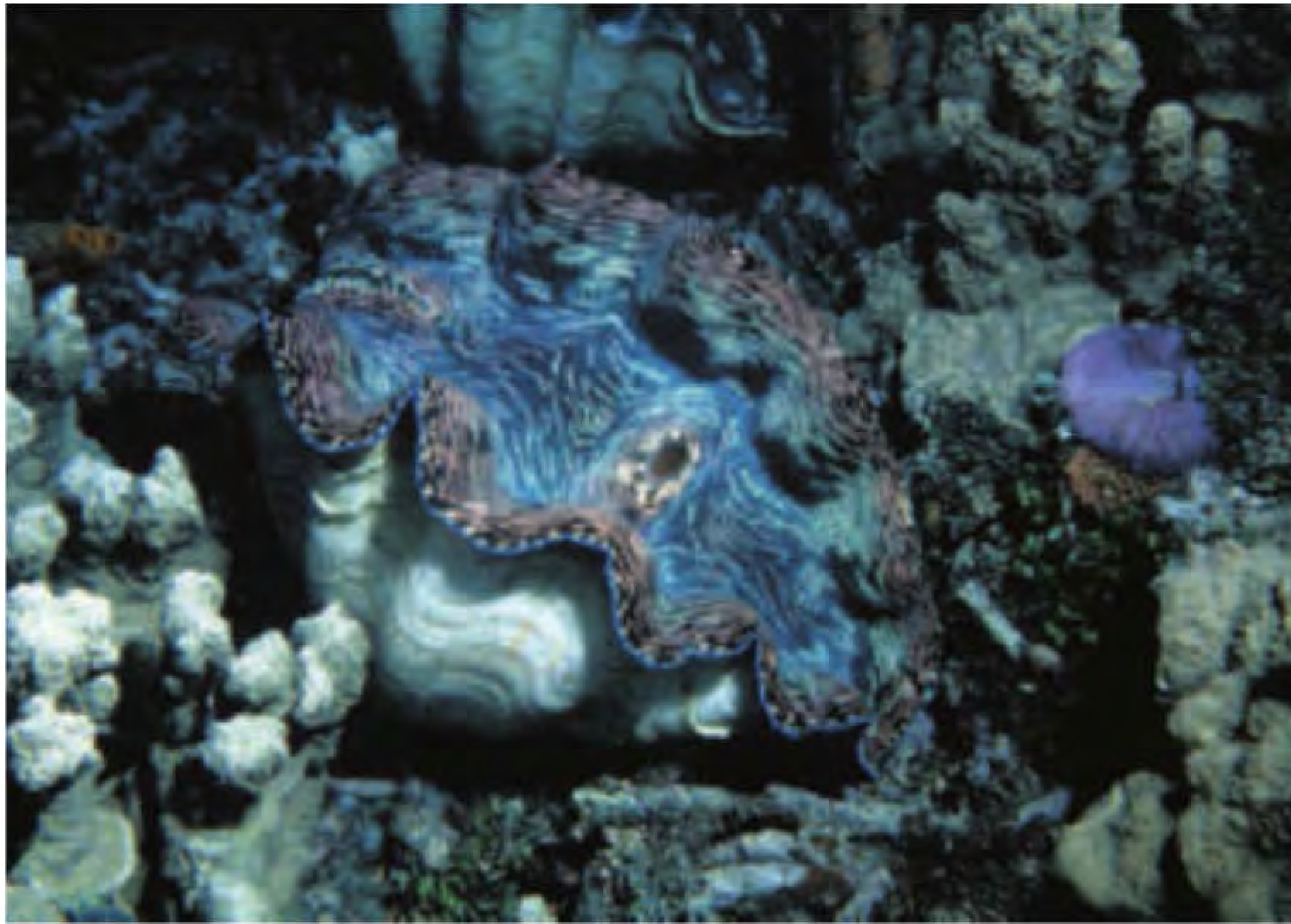

**FIGURE 11.13**

**Stades larvaires des Bivalves.** (*a*) Larve trochophore (0,4 mm) de *Yoldia limatula*. (*b*) Larve véligère (0,5 mm) d'une huître. (*c*) Glochidie ou larve glochidium (1 mm) d'une moule d'eau douce. Noter les deux dents en forme de crochets au sommet de la larve de gauche, utilisés pour s'attacher aux branchies de poissons.



**FIGURE 11.14**

**Classe des Bivalves.** Cette photographie montre la modification du manteau d'un bivalve d'eau douce (*Lampsilis reeviana*) en un leurre. Le bord de la coquille est montré au bas du coin droit de la photographie. Quand un poisson approche et mord à l'appât, les glochidies sont relâchées et se fixent à lui.


(a)


(b)


(c)

**FIGURE 11.15**

**Diversité des Bivalves.** (*a*) Ce clam géant (*Tridacna derasa*) est un des deux genres et des neuf espèces de clams géants connus. Les clams géants vivent en association avec les récifs coralliens dans la région tropicale Indo-Pacifique. Les clams géants sont particuliers en ce sens qu'une partie substantielle de leur nutrition est assurée par les algues symbiotiques photosynthétiques (zooxanthelles) qui vivent dans leur vaste manteau. Le résultat de cette association est que les manteaux sont vivement colorés. (*b*) Le pétoncle géant (*Hinnites giganteus*) vit sur la côte Pacifique de la Colombie Britannique au centre de Baja California. L'adulte mature est de grande taille (plus de 25 cm) et est attaché au substrat dur par des sécrétions du manteau. Avant la fixation, toutefois, le jeune peut nager et se propulser en ouvrant et fermant alternativement ses valves. Le manteau brillamment coloré renferme des cellules sensorielles. (*c*) La palourde géante ou panope généreuse (*Panopea generosa*) est le bivalve fouisseur le plus grand. Il pèse près de 4 kg et a un siphon de 10 cm de long. Il fouit et s'enfonce dans la vase meuble et allonge le siphon vers la surface pour se nourrir par filtration.

la roche. La moule marine commune (*Mytilus*) utilise la première méthode, les huîtres, la seconde.

Les bivalves perforateurs vivent inclus dans le calcaire, l'argile, le corail, le bois ou d'autres substrats durs. La larve, une fois posée, entame l'abrasion mécanique en utilisant le bord antérieur de ses valves. Des sécrétions acides émises par la bordure du manteau dissolvent le calcaire et complètent l'action physique. Le bivalve en croissance est souvent emprisonné dans l'enclave rocheuse car les portions nouvellement érodées sont plus larges que les plus anciennes.

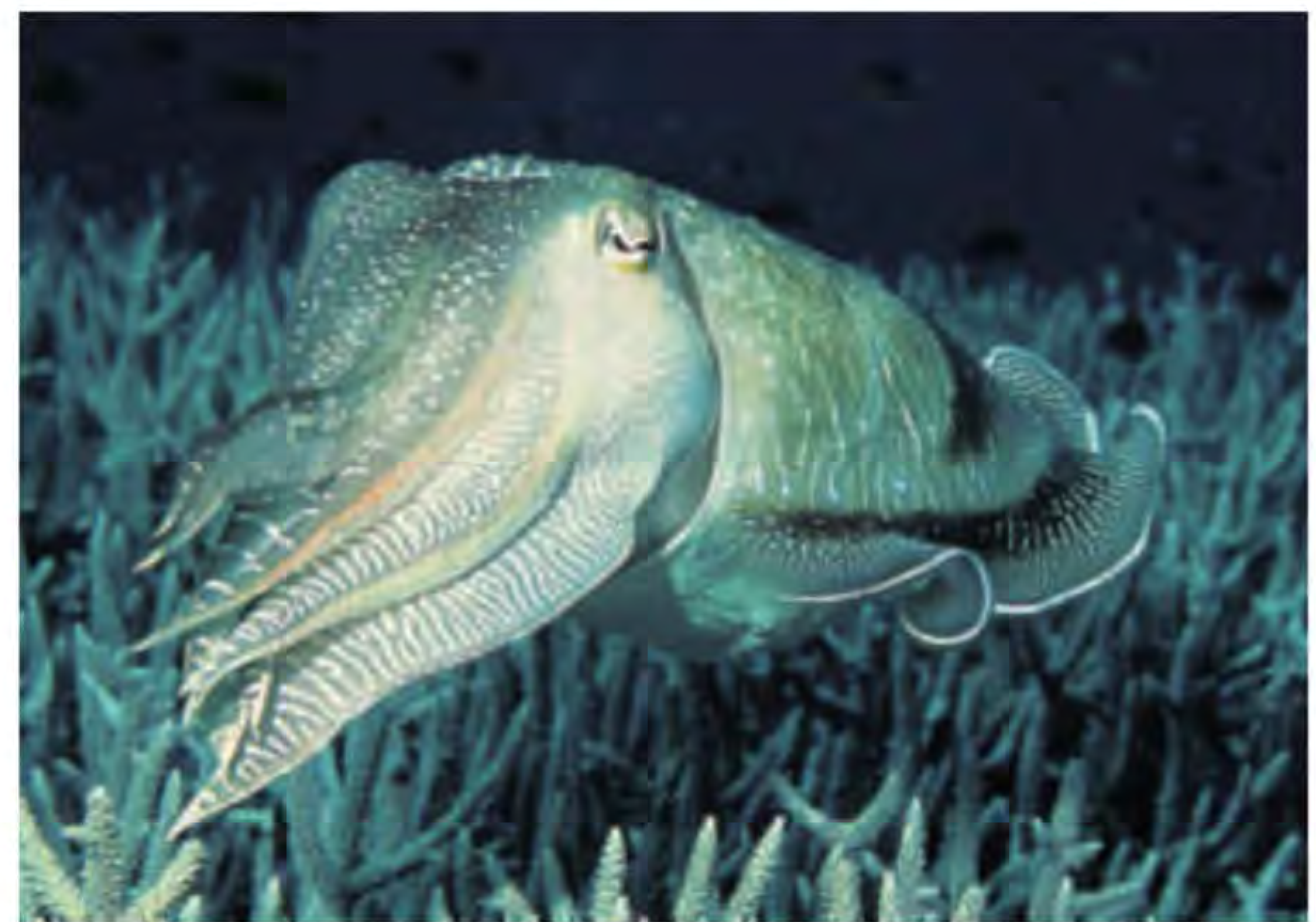
### Synthèse de la section 11.4

La classe des Bivalves est la seconde classe la plus vaste des mollusques. Sur le plan morphologique le corps est enfermé dans une coquille à deux valves. La plupart des bivalves se nourrissent par filtration, utilisant leur cavité palléale et les branchies pour filtrer les particules nutritives. Le développement comporte des formes larvaires libres et nageuses. Les bivalves occupent pratiquement tous les habitats aquatiques. Ils vivent complètement ou partiellement enfouis, fixés à des substrats solides ou enclavés dans des chambres qu'ils creusent dans le bois, les coraux ou le calcaire immergés.

***Quel trait anatomique typique de la plupart des mollusques et des bivalves ancestraux est absent chez les bivalves actuels et quelles conséquences cette perte a-t-elle pour les membres de cette classe ?***



(a)



(b)

**FIGURE 11.16**

**Classe des Céphalopodes.** (*a*) Un nautile (*Nautilus*). (*b*) Une seiche (*Sepia*).

## 11.5 Classe des Céphalopodes

### Compétences à acquérir

1. Comparer les membres de cette classe à la forme générale du corps des mollusques.
2. Justifier l'affirmation selon laquelle « les membres de la classe des Céphalopodes sont les mollusques les plus complexes ».

La classe des Céphalopodes (Gr. *kephale*, tête + *podos*, pied) comprend les poulpes (ou pieuvres), calmars, seiches et nautiles (Figure 11.16 ; *voir Tableau 11.1* ; *voir Figure 11.1*). Ce sont les mollusques les plus complexes et, certainement,, les plus complexes des invertébrés. La partie antérieure du pied est modifiée en un cercle de tentacules et de bras utilisés dans la capture des proies, la fixation, la locomotion et la copulation (Figure 11.17). Le pied est également incorporé dans un entonnoir associé à la cavité palléale et impliqué dans la locomotion par propulsion d'un jet d'eau. L'organisation générale du corps est également modifiée dans le sens où la tête est alignée avec la masse viscérale. Les céphalopodes ont un manteau fortement muscularisé qui enferme tout le corps à l'exception de la tête et des tentacules. Le manteau agit comme une pompe qui amène de grandes quantités d'eau dans la cavité palléale.

### Coquille

Les céphalopodes ancestraux avaient probablement une coquille en forme de cône. Les nautiles sont les seuls céphalopodes actuels à posséder une coquille externe (*voir Figure 11.16a*). Des cloisons ou septa séparent leur coquille enroulée en spirale. Au fur et à mesure de sa croissance, l'animal se déplace vers l'avant sécrétant une nouvelle coquille autour de lui laissant une loge (ou chambre) vide derrière. Seule la dernière chambre est occupée (N. d. T. c'est la chambre d'habitation). Une fois formées, les chambres sont remplies d'un fluide. Un cordon tissulaire ou siphoncle (N. d. T. siphon ou tube siphonculaire) perfore les cloisons, absorbe les fluides par osmose et les remplace par un mélange de gaz issus du métabolisme. La quantité de gaz dans les chambres est ajustée de manière à contrôler la flottabilité de l'animal.

Chez tous les autres céphalopodes, la coquille est réduite ou absente. Chez la seiche, elle est interne, constituée de fines cloisons qui limitent entre elles de petits espaces remplis de gaz et augmentant la flottabilité. La coquille de seiche, connue sous le nom d'os de seiche, est utilisée pour former de la poudre à polir ou donner à picorer aux oiseaux de compagnie pour compléter leur alimentation en calcium. La coquille du calmar est réduite à une structure interne, chitinoïde, appelée plume. Le calmar renferme en plus des plaques cartilagineuses dans l'épaisseur du manteau, le cou et la tête : elles supportent le manteau et protègent le cerveau. Le poulpe ou pieuvre n'a pas de coquille.

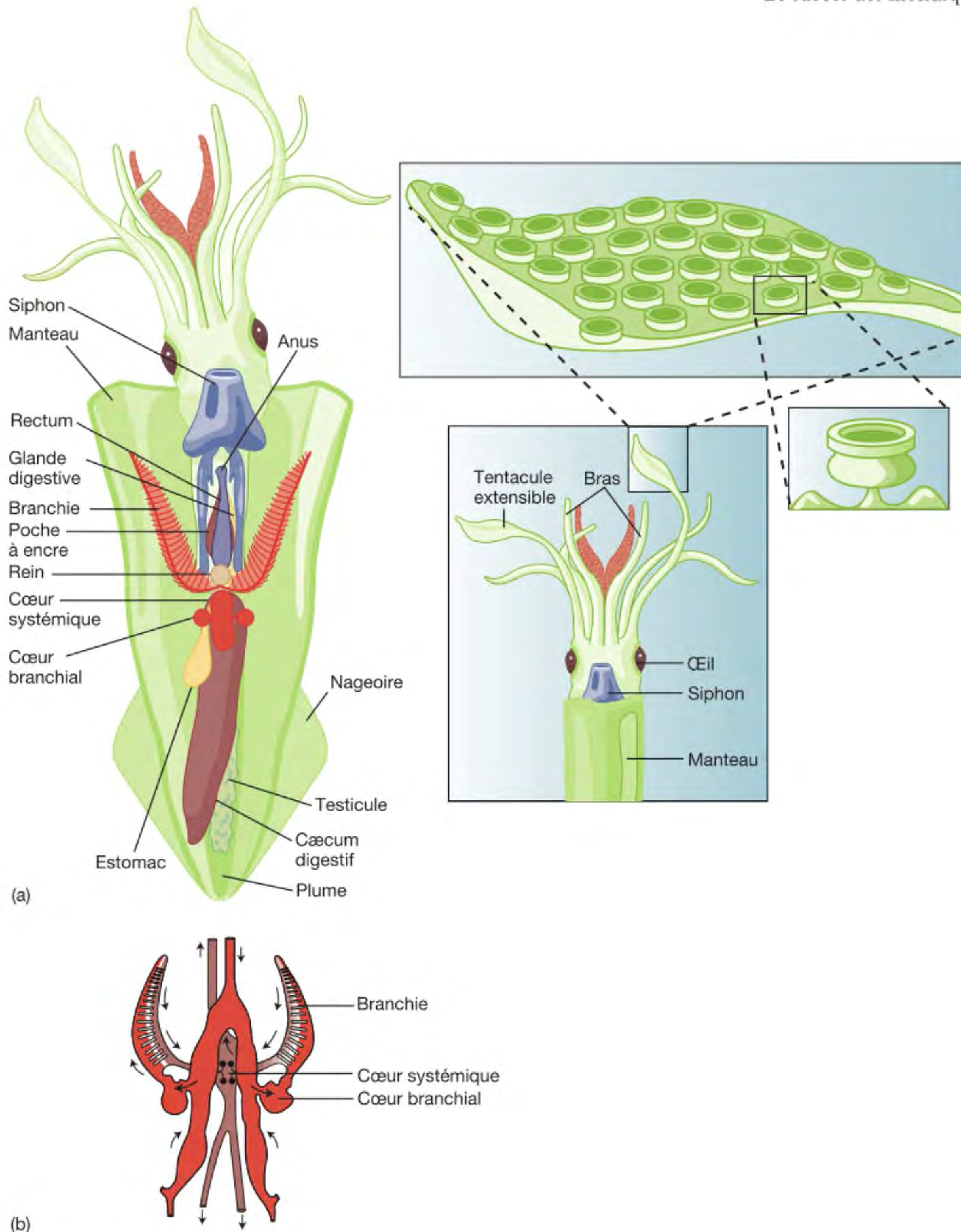



**FIGURE 11.17**

**Structure interne du calmar, *Loligo*.** La coquille de la plupart des céphalopodes est réduite ou absente et le pied est modifié en un siphon en forme de tunnel et une couronne de tentacules et/ou de bras qui entoure la tête. (*a*) Anatomie après dissection d'un calmar. Le manteau est ouvert révélant la masse viscérale et les branchies à l'intérieur de la cavité palléale. L'encadré à droite montre l'animal non disséqué avec la structure d'un tentacule et des ventouses adhésives. (*b*) Coeurs systémique et branchiaux du calmar. Les flèches noires montrent le trajet du sang vers les branchies et hors de celles-ci.

## Locomotion

En tant que prédateurs, les céphalopodes doivent se déplacer rapidement et, pour ce faire, utilisent un système de propulsion de jet d'eau. Le manteau contient des muscles radiaires et circulaires. En se contractant, les muscles circulaires diminuent le volume de la cavité palléale et ferment les valves, empêchant l'eau de s'échapper en passant entre la tête et le manteau. L'eau est engagée, de manière forcée, dans un siphon étroit (N. d. T. orifice de l'entonnoir). Les muscles insérés sur le siphon contrôlent la direction du mouvement de l'animal. La contraction des muscles radiaux, en augmentant le volume de la cavité palléale, crée un appel d'eau et son remplissage. Des nageoires postérieures agissent comme stabilisateurs chez le calmar et participent à la propulsion et au contrôle de la direction chez la seiche. Les « calmars volants » (famille des Onycoteuthidae) ont été chronométrés à 30 km/heure. Les pieuvres sont des animaux plus sédentaires. Elles utilisent le jet propulsif pour s'échapper mais, habituellement, rampent sur le substrat avec leurs tentacules. Chez la plupart des céphalopodes, l'utilisation du manteau dans la locomotion coïncide avec la perte d'une coquille externe dont la rigidité s'opposerait à une contraction efficace des muscles.

## Nutrition et digestion

La plupart des céphalopodes localisent leurs proies par la vue et les capturent par les tentacules qui portent des ventouses adhésives. Chez le calmar, le bord des ventouses est renforcé par une protéine résistante et possède parfois de petits crochets (Figure 11. 18).

Tous les céphalopodes ont des mâchoires et une radula. Les mâchoires sont puissantes, structurées en bec (N. d. T. bec de perroquet) pour déchiqueter la nourriture et la radula la râpe et l'entraîne dans la cavité buccale.

Les seiches et les nautiles se nourrissent de petits invertébrés du plancher océanique. Les pieuvres sont des chasseurs nocturnes et se nourrissent d'escargots, de poissons et de crustacés. Les poulpes ont des glandes salivaires qui injectent un venin dans les proies. Les calmars se nourrissent de poissons et de crevettes qu'ils mordent en arrière de la tête.

Le tractus digestif des céphalopodes est musculaire et le péristaltisme (vagues coordonnées de contractions) remplace l'action des cils dans la progression de la nourriture. La majeure partie de la digestion se déroule dans l'estomac et dans un grand caecum. La digestion est d'abord extracellulaire avec enzymes sécrétés par de grandes glandes digestives. L'intestin aboutit à l'anus qui s'ouvre près de l'entonnoir et le courant d'eau exhalant évacue les déchets de la cavité palléale.

## Autres fonctions de maintenance

Les céphalopodes, contrairement aux autres mollusques, ont un **système circulatoire clos**. Le sang est endigué dans des vaisseaux tout le long de son parcours autour du corps. Des lits de capillaires connectent artères et veines et les échanges, de gaz, de nutriments, et des déchets du métabolisme se font au travers de leur paroi. En plus d'un cœur à trois cavités, deux auricules et un ventricule, les céphalopodes ont des artères à paroi contractile et des structures accessoires appelées cœurs branchiaux. Ces modifications augmentent la pression du sang et le débit sanguin, facteurs indispensables pour des animaux actifs à métabolisme élevé. Des quantités importantes d'eau circulent en permanence autour des branchies. La fonction excrétrice des céphalopodes est plus efficace que celle des autres mollusques. Ceci est à mettre en relation avec l'organisation du système circulatoire. Les vaisseaux sanguins sont étroitement associés aux néphridies et les déchets passent directement du sang à l'appareil excréteur.



**FIGURE 11.18**

**Bras et tentacules d'un Céphalopode.** Les céphalopodes utilisent des ventouses pour capturer les proies et pour se cramponner.

Le système nerveux des céphalopodes n'a pas d'équivalent chez aucun autre invertébré. Le cerveau est de grande taille et son évolution doit être mise en relation avec le comportement prédateur et la dextérité qu'il impose. Il résulte de la fusion de plusieurs ganglions (N. d. T. processus de céphalisation très poussé qui caractérise aussi les gastéropodes pulmonés). Des régions importantes sont impliquées dans le contrôle de la contraction musculaire (mouvements de nage et adhésion des ventouses) (N. d. T. ce sont des aires motrices), la perception sensorielle et les fonctions comme la mémoire et la prise de décision. Les recherches menées sur les cerveaux de céphalopodes ont apporté des informations qui ont permis de comprendre certaines fonctions des cerveaux humains.

Les yeux des poulpes (ou pieuvres), seiches et calmars ont une structure comparable à celle des yeux de vertébrés (*voir Figure 11.18, Figure 11.19*). (Cette similarité est un remarquable exemple de convergence évolutive.) Contrairement aux yeux de vertébrés, toutefois, les axones des cellules nerveuses quittent l'œil à partir de l'extérieur de la cupule oculaire et il n'y a donc pas de tache aveugle. (La tache aveugle de l'œil de vertébré est la région de la rétine dépourvue de photorécepteurs où les axones des cellules nerveuses convergent pour former le nerf optique. Quand la lumière tombe à ce niveau, aucune image n'est perçue.) Comme beaucoup de vertébrés aquatiques, l'accommodation, chez les céphalopodes, se fait par déplacement du cristallin vers l'arrière ou vers l'avant. Les céphalopodes forment des images, distinguent les silhouettes et discriminent quelques couleurs. L'œil des nautiles est moins complexe. Il est dépourvu de cristallin (lentille) et l'intérieur communique avec l'eau de mer : ainsi, il se comporte comme une caméra à sténopé.

Les statocystes des céphalopodes répondent à la gravité et l'accélération et sont inclus dans les cartilages qui entourent le cerveau. Les osphradies sont uniquement présentes chez *Nautilus*. Des récepteurs tactiles et des chémorécepteurs supplémentaires sont largement distribués sur tout le corps.

La paroi du corps des céphalopodes renferme des cellules pigmentaires appelées **chromatophores**. Quand des muscles très fins attachés à ces cellules se contractent, les chromatophores

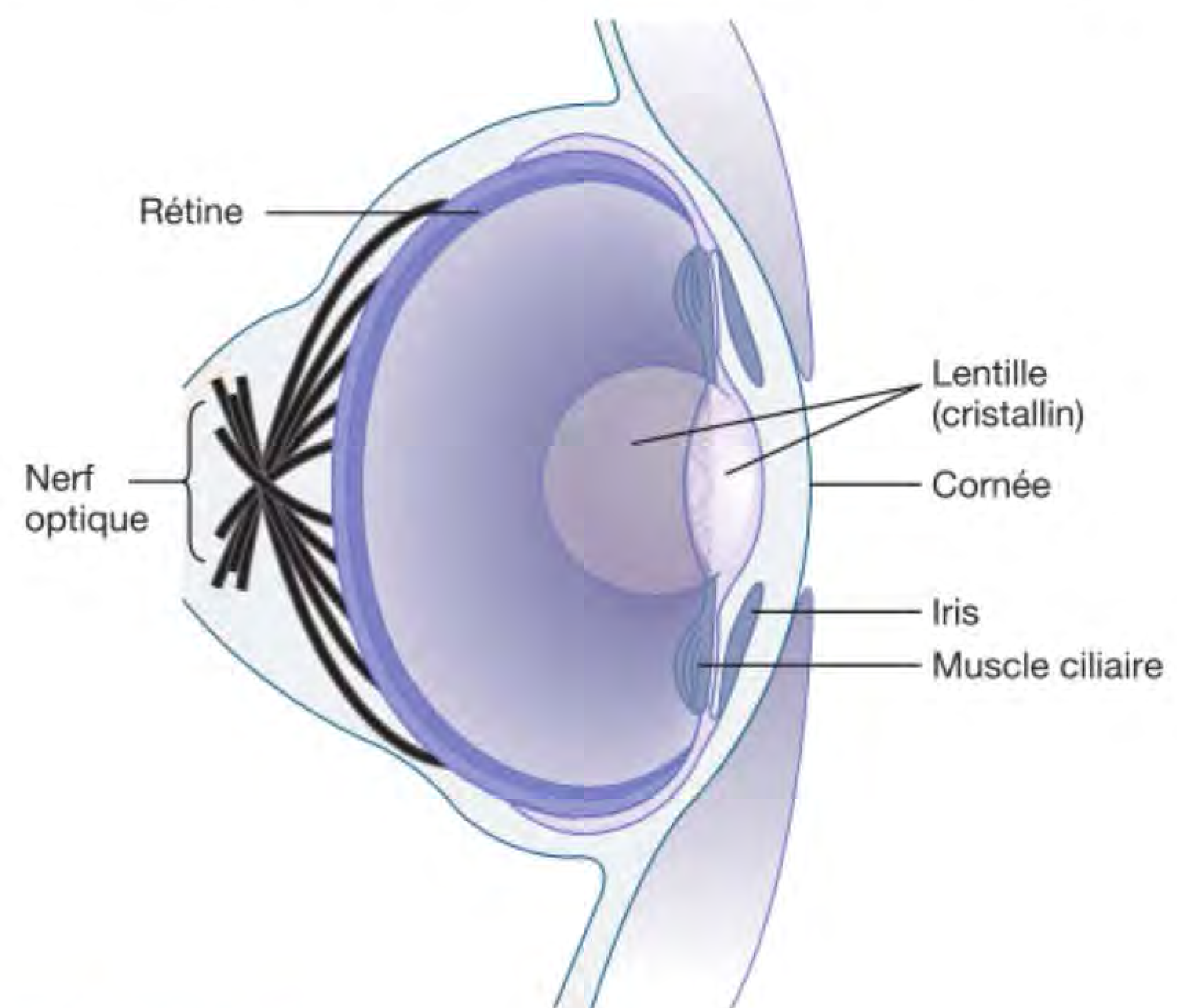



**FIGURE 11.19**

**Œil de céphalopode.** L'œil est immobile dans une capsule protectrice cartilagineuse. Il contient une lentille sphérique rigide. L'iris, en avant, délimite une pupille en forme de fente qui peut s'ouvrir ou se fermer en réponse à des variations dans la luminosité. Noter que le nerf optique se détache de la rétine.

s'élargissent rapidement et changent la couleur de l'animal. Les changements de couleur, combinés avec la décharge d'encre, sont des réponses d'alarme. En situation de défense, les changements de couleur peuvent se propager par vagues sur le corps et créent ainsi de grands motifs vacillants. Les changements de couleur aident également les animaux à se fondre dans l'environnement, à se camoufler. Les changements de couleur sont aussi impliqués dans les parades. Certaines espèces, enfin, combinent les effets des changements de couleur avec la bioluminescence.

Tous les céphalopodes possèdent une glande à encre qui s'ouvre juste derrière l'anus. L'encre est un fluide de couleur brune ou noire contenant de la mélanine et d'autres substances chimiques. La décharge d'encre désempare un prédateur et permet au céphalopode de s'échapper. Par exemple, *Sepiola* réagit à un danger en s'assombrissant, en modifiant les chromatophores avant de décharger l'encre. Après elle redevient claire.

## Apprentissage

Le système nerveux complexe des céphalopodes contraste nettement avec celui des autres mollusques (*voir Figure 24.7e*). Les poulpes et les seiches ont un rapport poids de cerveau/poids du corps beaucoup plus élevé que celui de n'importe quel autre invertébré ou celui du poisson ou de l'amphibien. Le cerveau de pieuvre (ou poulpe) est compliqué par des lobes qui sont des centres visuels et tactiles. Les premières études scientifiques sur l'apprentissage des céphalopodes ont commencé vers fin 1940 à la Station Zoologique de Naples, en Italie. Les expériences menées sur *Octopus vulgaris* démontrèrent que l'animal pouvait être entraîné à attaquer, tuer et se nourrir d'un crabe quand celui-ci était présenté avec certains stimuli visuels. Les ablations chirurgicales de parties du cerveau permirent de localiser les centres d'apprentissage et de mémorisation des stimuli visuels dans les lobes frontaux vertical et supérieur. Depuis ces premières expériences, les céphalopodes ont été entraînés à sortir de labyrinthes ; distinguer les formes, les tailles et les motifs dans les objets ; se souvenir de ce qu'ils ont appris. (Les poulpes gardent en mémoire une information pendant plus de quatre mois.) Les céphalopodes utilisent à la fois les stimuli chimiques et auditifs dans leurs comportements. Il y a des informations sur l'existence possible d'une forme supérieure d'apprentissage chez les poulpes. L'apprentissage par l'observation consiste à apprendre en observant d'autres animaux réalisant une tâche. Cette forme d'apprentissage, initialement mise en évidence, n'a pas pu être reproduite, mais les investigations se poursuivent. L'interprétation est très difficile.

L'intelligence des céphalopodes intrigue et soulève des questions. Comment et pourquoi est-elle apparue dans ce groupe ? Chez les mammifères primates, l'évolution de l'intelligence a pu être associée à des durées de vie longues et à l'établissement d'interactions sociales. Les céphalopodes ne répondent pas à ces critères. La durée de vie moyenne est de un an (seuls quelques poulpes vivent un peu plus de quatre ans). Les poulpes ou pieuvres mènent une vie solitaire, les structures sociales des calmars et des seiches sont réduites. Beaucoup de scientifiques pensent que l'évolution du cerveau et des facultés des céphalopodes ont pour origine la nécessité de se soustraire à l'attaque des prédateurs alors qu'eux-mêmes menaient une vie prédatrice active. Les variations dans les ressources alimentaires disponibles en fonction des habitats auraient joué un rôle sélectif majeur. Les céphalopodes évitent les prédateurs en adoptant une posture particulière, bras et tentacules pendants, mimant les algues environnantes dans lesquelles ils se cachent. Les changements de couleurs sont utilisés pour le camouflage et dans les interactions avec les autres céphalopodes. Le mâle du calmar du récif des Caraïbes *Sepioteuthis sepioidea*, se pare de gris pour attirer les femelles et de motifs à rayures pour écarter les mâles compétiteurs. Un mâle qui se place entre une femelle et un autre mâle tourne vers elle et lui présente sa face grise alors qu'il expose à l'autre le motif à rayures de son autre face. Les changements de couleurs, dans le règne animal, bien que relativement peu répandus, sont toujours contrôlés par voie hormonale. Les changements provoqués dans les chromatophores des céphalopodes sont sous contrôle nerveux et interviennent en moins d'une seconde. Cette diversité de fonctions qu'exerce le système nerveux des céphalopodes est réellement unique parmi les invertébrés et ne serait pas possible sans la complexité atteinte par l'organisation de leur cerveau.

## Reproduction et développement

Les céphalopodes sont dioïques et la gonade est en position dorsale dans la masse viscérale. L'appareil mâle comprend le testicule et les structures impliquées dans la formation des **spermatophores**. (N. d. T. Pour être plus précis, il s'agit d'une structure, le sac à spermatophores, qui correspond à la partie terminale et renflée du canal déférent ; le spermatophore est une sorte d'étui dans lequel les spermatozoïdes sont réunis.) L'appareil femelle comprend un ovaire qui produit des ovules de grande taille, riches en vitellus et des glandes qui sécrètent des enveloppes gélatineuses autour d'eux. Ces enveloppes, fréquemment, durcissent au contact de l'eau.

Un tentacule du mâle, l'**hectocotyle**, est modifié pour le transfert des spermatophores. Chez *Loligo* et *Sepia*, l'hectocotyle porte plusieurs rangées de petites ventouses capables de cueillir les spermatophores. Durant la copulation, les tentacules du mâle et de la femelle s'entremêlent et le mâle retire les spermatophores présents dans sa cavité palléale. Il introduit l'hectocotyle dans la cavité palléale de la femelle et dépose un spermatophore près de l'orifice génital femelle. Les spermatophores comprennent un appareil éjaculateur et la capsule spermatique en forme de batte de baseball. La libération des spermatozoïdes est un mécanisme d'éjaculation. Les ovules sont fécondés à la sortie de l'oviducte ; les œufs sont déposés de façon isolée ou agglutinés en cordons. Ils sont habituellement fixés à un substrat, comme le plafond de l'antre d'un poulpe. Les poulpes ou pieuvres nettoient les œufs et enlèvent les débris en utilisant leurs bras et des giclées d'eau.

Le développement se déroule à l'intérieur des enveloppes de l'œuf et l'éclosion libère des juvéniles (N. d. T. le développement est direct). Après l'éclosion les jeunes ne font pas l'objet de soins particuliers.

### Synthèse de la section 11.5

Les membres de la classe des Céphalopodes sont les plus complexes des mollusques. Chez la plupart d'entre eux, la coquille est réduite ou absente et le manteau est modifié pour propulser des jets d'eau. Ce sont des prédateurs qui se déplacent rapidement et leur organisation anatomique est adaptée à ce mode de comportement : complexité de l'appareil circulatoire, du système nerveux et du système sensoriel. La reproduction implique le transfert de spermatophores, renfermant les spermatozoïdes, des mâles aux femelles. Le développement se déroule à l'extérieur de l'organisme (N. d. T. oviparité) à l'intérieur des membranes qui entourent l'œuf.

***Quel(s) trait(s) anatomique(s) typique(s) de la plupart des mollusques et des ancêtres des céphalopodes est (sont) absent(s) ou profondément modifié(s) chez les céphalopodes actuels et quelles en sont les conséquences pour les membres de cette classe ?***

## 11.6 Classe des Polyplacophores

### Compétence à acquérir

1. Comparer le plan d'organisation des membres de cette classe au plan d'organisation général des mollusques.

La classe des Polyplacophores (Gr. *polys*, beaucoup + *plak*, plaque + *phoros*, porter) a, pour représentants, les chitons. Ils sont marins et vivent communément sur les substrats durs à faible profondeur. Les premiers Amérindiens mangeaient les chitons. Ils ont le goût de poisson, mais sont durs à mâcher et difficiles à récolter.

Les chitons ont une tête réduite, un pied aplati et une coquille divisée en huit plaques ou valves dorsales articulées (Figure 11.20*a*). Le manteau musculaire s'étend au-delà des bords de la coquille et du pied et couvre le pied qui est large (Figure 11.20*b*). La cavité palléale est réduite à un espace situé entre le bord du manteau et le pied. Les chitons rampent sur le substrat d'une manière assez comparable à celle des gastéropodes. Le pied musculaire permet aux chitons de s'attacher au substrat et de résister aux vagues fortes et aux courants de marée. Quand les chitons sont perturbés, les bords du manteau s'agrippent fortement au substrat et les muscles du pied se contractent de telle sorte que la partie médiane du pied se soulève et crée un vide qui maintient puissamment le chiton en place. Les articulations de la coquille permettent aux chitons de se mettre en boule et de rouler lorsqu'ils sont délogés.

Une série linéaire de branchies est présente dans la cavité des deux côtés du pied. Les cils branchiaux créent des courants d'eau qui entrent sous la bordure antérieure du manteau et sortent postérieurement. Les tractus digestif, excréteur et reproducteur, débouchent près de l'aire exhalante de la cavité palléale et le courant d'eau sortant évacuent et éloignent leurs produits.

La majorité des chitons se nourrissent d'algues fixées au substrat. Un chémorécepteur, l'organe subradulaire, sort de la bouche pour détecter la nourriture que la radula râpe et détache. Le mucus piège les particules alimentaires que l'activité de cils entraîne vers l'œsophage. La digestion extracellulaire et l'absorption se déroulent dans l'estomac et les déchets passent dans l'intestin (Figure 11.20*c*).

Le système nerveux est organisé en échelle avec quatre cordons nerveux reliés par de nombreuses commissures. Un anneau nerveux encercle l'œsophage. Les structures sensorielles comprennent les osphradies, des récepteurs tactiles en bordure du manteau, des chémorécepteurs près de la bouche et des statocystes dans le pied. Chez certains chitons, des photorécepteurs sont présents sur la surface de la coquille.

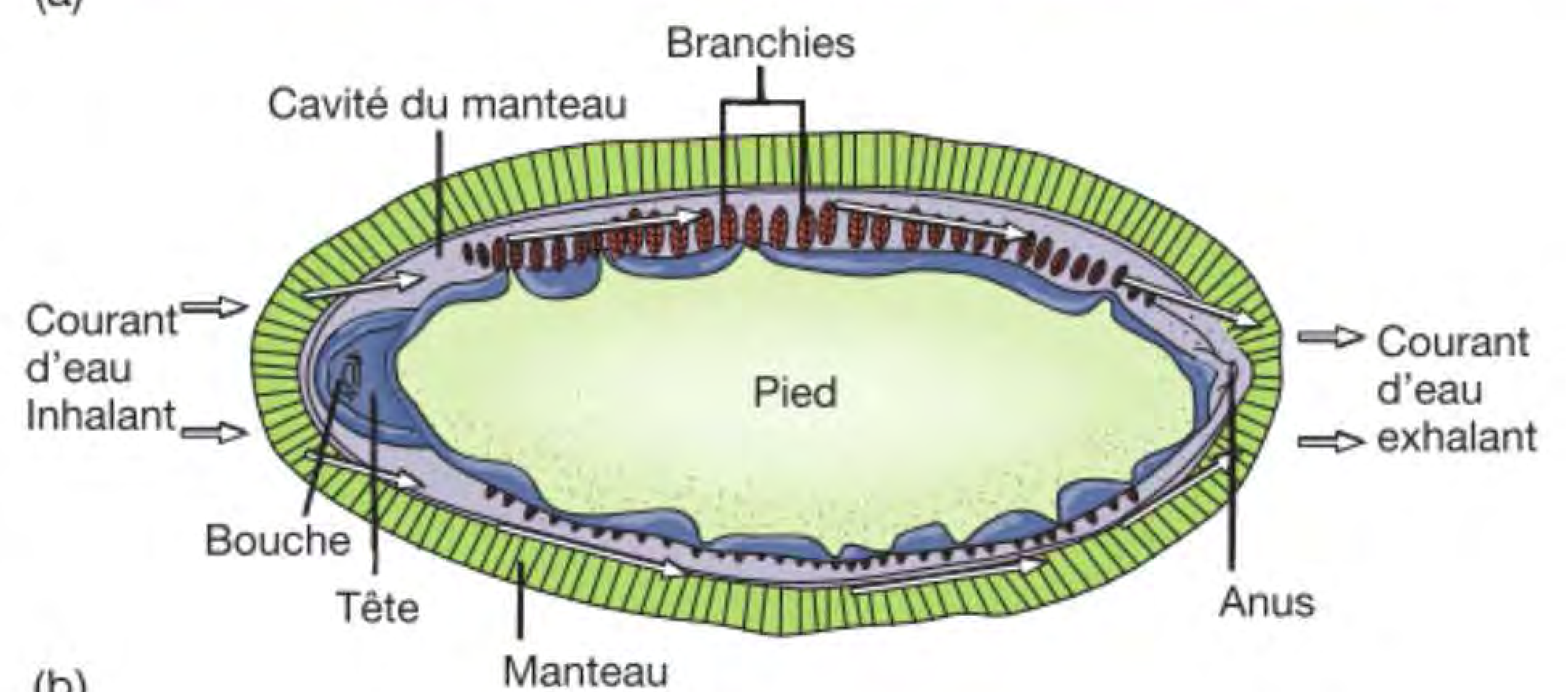
Les sexes sont séparés. La fécondation externe, puis le développement, conduisent à une larve nageuse trochophore qui se fixe et se métamorphose sans passer par un stade véligère.

### Synthèse de la section 11.6

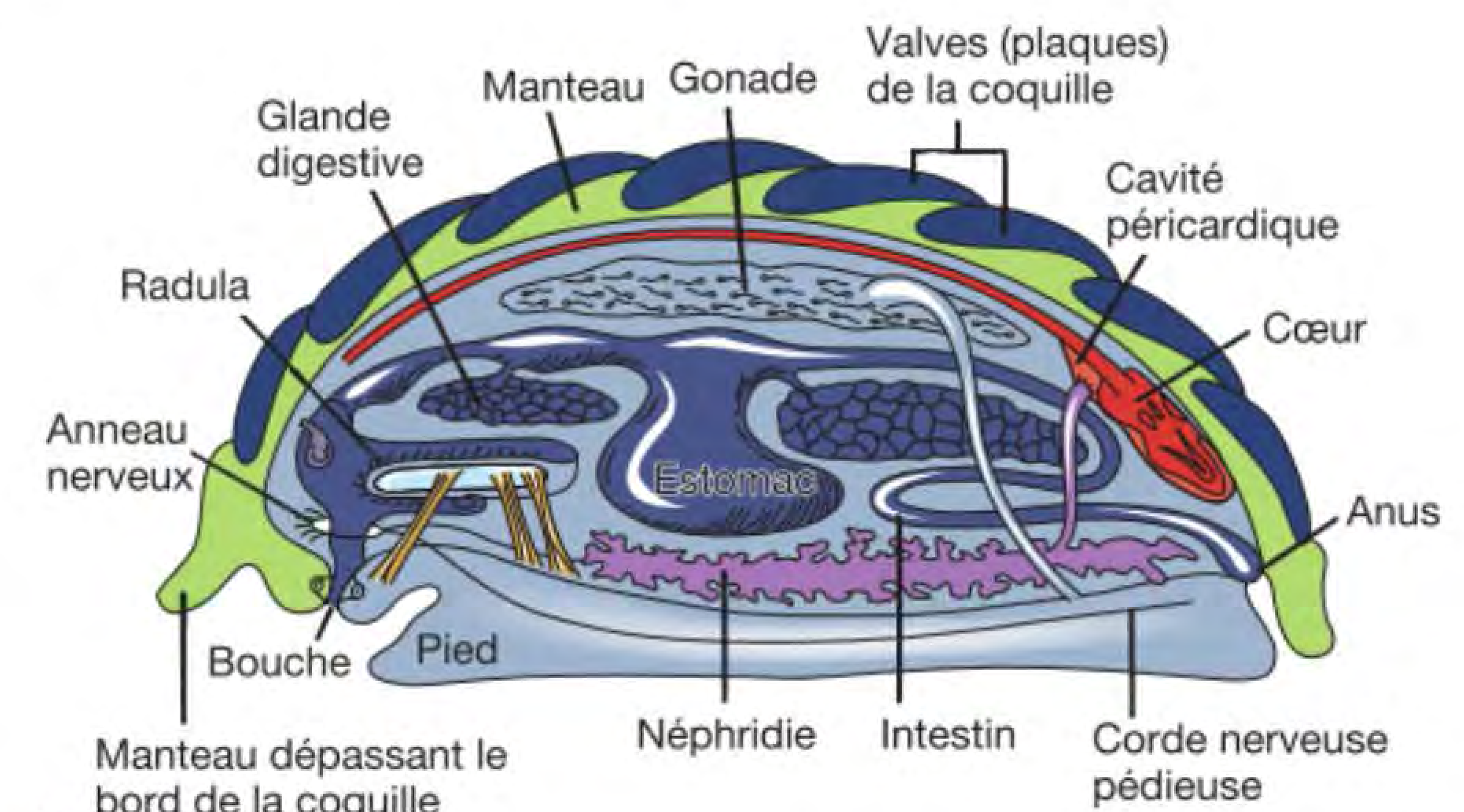
Les membres de la classe des Polyplacophores s'attachent aux substrats durs des environnements marins de faible profondeur par leur pied musculeux. Leur coquille est composée de huit plaques dorsales et ils se nourrissent en râpant les algues étalées sur le substrat. Le système nerveux a la forme d'une échelle et le développement est externe avec un stade larvaire trochophore.

***Quels traits de caractère des membres de la classe des Polyplacophores (le cas échéant) pourraient être considérés comme atypiques pour les mollusques en général ?***


(a)



(b)



(c)

**FIGURE 11.20**

**Classe des Polyplacophores.** (*a*) Vue dorsale d'un chiton (*Tonicella lineata*). Noter la coquille constituée de huit valves ou plaques et le manteau qui dépasse les bords de la coquille. (*b*) Vue ventrale du chiton. La cavité du manteau ou cavité palléale est la région située entre le manteau et le pied. Les flèches montrent le trajet suivi par l'eau au travers des branchies et dans la cavité du manteau. (*c*) Structure interne d'un chiton.

## 11.7 Classe des Scaphopodes

### Compétence à acquérir

1. Comparer les membres de la classe des scaphopodes à la forme générale du corps des mollusques.

Les membres de la classe des Scaphopodes (Gr. *skaphe*, bateau + *podos*, pied) portent le nom de coquilles en dent ou en défense. Les quelque 300 espèces sont des animaux marins fouisseurs qui



**FIGURE 11.21**

**Classe des Scaphopodes.** Cette coquille conique est ouverte aux deux extrémités. Vivant, l'animal est en grande partie enfoncé, avec l'apex de la coquille émergeant dans l'eau.

vivent à des profondeurs modérées. Leur caractère distinctif est une coquille conique ouverte à ses deux extrémités. La tête et le pied se projettent hors de l'ouverture la plus large et le reste du corps, incluant le manteau, est très allongée et s'étend tout le long de la coquille (Figure 11.21). Les scaphopodes vivent enfoncés dans le substrat avec tête et pied orientés vers le bas et l'apex de la coquille projeté dans l'eau au-dessus. Les courants d'eau inhalant et exhalant passent par l'ouverture apicale de la coquille. Il n'y a pas de branchie fonctionnelle et les échanges gazeux se réalisent au travers des replis du manteau. Les scaphopodes ont une radula et des tentacules utilisés dans la capture des foraminifères dont ils se nourrissent. Les sexes sont séparés et le développement comporte une larve trochophore puis une larve véligère.

### Synthèse de la section 11.7

Les membres de cette classe vivent partiellement enfoncés dans des substrats meubles. Ils ont une coquille ouverte à ses deux extrémités et l'apex de la coquille se projette dans l'eau au-dessus du substrat. Le développement est externe et comporte les stades larvaires trochophore et véligère.

***Quels traits de caractère des membres de cette classe (le cas échéant ) pourraient être considérés comme atypiques pour les mollusques en général ?***

## 11.8 Classe des Monoplacophores

### Compétence à acquérir

1. Comparer les membres de la classe des Monoplacophores à la forme générale du corps des mollusques.

Les membres de la classe des Monoplacophores (Gr. *monos*, un + *plak*, plaque + *phoros*, porter) ont une coquille indivise, arquée ; un pied large et plat ; une radula et des paires répétées en séries de branchies et de muscles rétracteurs du pied. Ils sont dioïques, mais leur embryologie est inconnue. Ce groupe n'était connu qu'à l'état fossile jusqu'en 1952 quand un monoplacophore à allure de patelle, nommé *Neopilina*, a été dragué à une profondeur de 3 520 m dans la côte Pacifique du Costa Rica (Figure 11.22). A peu près 25 espèces ont été décrites depuis la découverte de *Neopilina*.

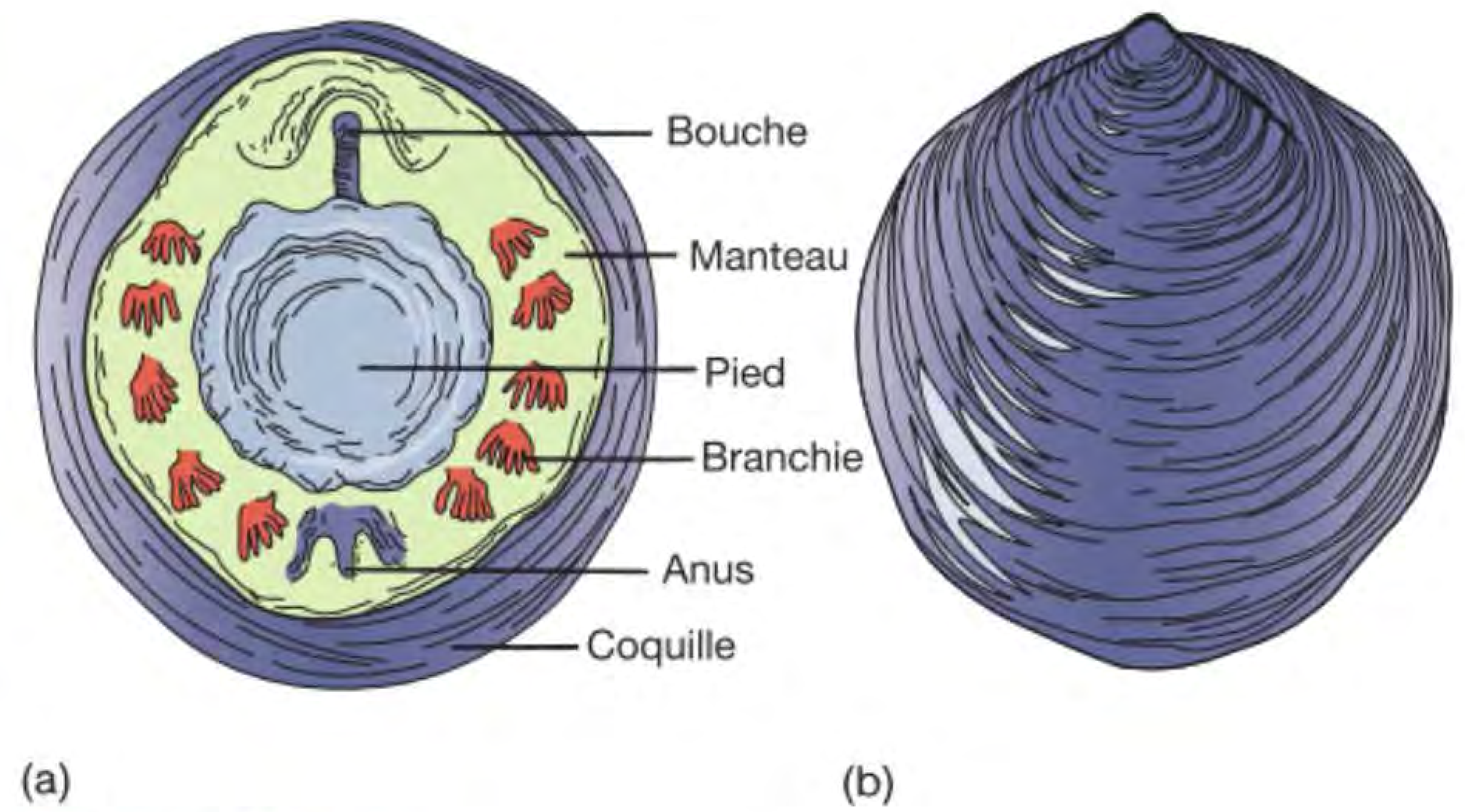



**FIGURE 11.22**

**Classe des Monoplacophores.** Vues ventrale (*a*) et dorsale (*b*) de *Neopilina*.

### Synthèse de la section 11.8

Les Monoplacophores sont des mollusques marins de grande profondeur qui ont la particularité unique de posséder des séries répétées de branchies et de muscles rétracteurs du pied.

***Peu de temps après la découverte de Neopilina, beaucoup de zoologistes ont suggéré que les mollusques et les annélides devaient partager un ancêtre commun. Qu'est-ce qui a conduit ces biologistes à émettre une telle hypothèse ?***

## 11.9 Classe des Solénogastres

### Compétences à acquérir

1. Comparer les membres de la classe des Solenogastres à la forme générale du corps des mollusques.

La classe des Solénogastres (Gr. *solen*, canal + *gaster*, tube digestif) compte approximativement 250 espèces. Ces mollusques, de forme cylindrique, sont dépourvus de coquille, rampent en utilisant leur pied ventral, modifié en sillon pédieux (Figure 11.23). L'absence de coquille représenterait un état ancestral pour le phylum des mollusques. À la place d'une coquille, le corps est recouvert de petits spicules calcaires incrustés. Certains solénogastres ont secondairement perdu la radula. Ils n'ont pas de véritables branchies, mais des structures les mimant sont habituellement présentes. Les solénogastres vivent à la surface des coraux ou d'autres substrats marins et sont carnivores, se nourrissant fréquemment de polypes. Ils sont monoïques.

### Synthèse de la section 11.9

Les solénogastres sont des mollusques marins de forme cylindrique dépourvus de coquille, possédant un sillon pédieux, se nourrissant de polypes de cnidaires et monoïques.

***Quelle preuve démontre que la coquille et un pied large et musculaire sont des caractères dérivés des mollusques ?***



**FIGURE 11.23**

**Classe des Solénogastres.** Micrographie au microscope à balayage du solénogastre *Meiomenia*. Des spicules aplatis, en forme de piquants, calcaires recouvrent le corps. Le sillon pédieux montré ici est un enroulement des bords du manteau autour du pied. *Meiomenia* a approximativement 2 mm de long.

## 11.10 Classe des Caudofovéates

### Compétence à acquérir

1. Comparer les membres de la classe des Caudofovéates à la forme générale du corps des mollusques.

Les membres de la classe des Caudofovéates (L. cauda, *queue* + fovea, *dépression*) sont des mollusques vermiformes dont la taille varie de 2 mm à 14 cm et qui vivent dans des terriers verticaux du plancher océanique profond. Ils se nourrissent de foraminifères et sont dioïques. Ils ont des spicules en forme d'écailles et une radula. L'absence de coquille, de pied musculeux et de néphridie suggère qu'ils ressemblent au mollusque ancestral. Les zoologistes ont décrit environ 120 espèces, mais leur écologie est peu connue.

### Synthèse de la section 11.10

Les membres de la classe des Caudofovéates sont des fouisseurs des fonds océaniques qui ont la forme de vers. Ils sont dépourvus de pied musculeux et de coquille, mais possèdent une radula.

***Les Caudofovéates sont dépourvus de certaines structures caractéristiques de mollusques. Cette absence correspond-elle à un caractère ancien ou à un caractère dérivé ? Pourquoi cette distinction est-elle importante ?***

## 11.11 Considérations phylogénétiques supplementaires

### Compétence à acquérir

1. Analyser les relations entre les classes de mollusques.

Les séries de fossiles de mollusques indiquent que le phylum est âgé d'un peu plus de 500 millions d'années. Les fossiles datent de la fin de la période Édiacarienne au début du Cambrien (*voir p. 120 et intérieur de la dernière page de couverture*). Les données moléculaires et les caractéristiques protostomiennes qu'ils partagent avec d'autres permettent de les placer parmi les Lophotrochozaires avec les Annélides (Chapitre 12) et les autres phyla (*voir Figure 11.1 et intérieur de la première page de couverture*). La disposition répétée des branchies et d'autres structures trouvée chez les monoplacophores, comme Neopilina, est maintenant considérée comme une forme de segmentation différente de celle trouvée chez les Annélides et d'autres groupes d'animaux. Les liens évolutifs entre les Mollusques et les Annélides sont probablement très distants.

La coquille et le pied musculeux qui caractérisent la plupart des mollusques modernes n'étaient probablement pas présents chez les premiers mollusques. Le manteau des solénogastres et des caudofovéates, associé à une cuticule renfermant des spicules de carbonate de calcium, doit pouvoir être considéré comme représentatif de la condition ancestrale. La ceinture qui entoure la coquille et couvre le bord du manteau des polyplacophores est considérée par certains comme un reste de cette cuticule (*voir Figure 11.20*). Le pied musculaire de grande taille de la plupart des mollusques actuels apparaît chez les polyplacophores. La coquille des polyplacophores, faite de 8 plaques dorsales, est probablement intermédiaire entre les spicules calcaires des solénogastres et des caudofovéates et la coquille simple des autres mollusques.

La diversité des formes et des modes de vie dans le phylum des mollusques est un excellent exemple de radiation adaptative. Les mollusques ont dû commencer par des formes se mouvant lentement, sur les fonds marins, mais l'émergence de caractères uniques leur ont permis de se diversifier relativement rapidement. A la fin de la période Cambrienne, certains étaient des filtreurs, d'autres des perforateurs, d'autres encore des prédateurs se déplaçant par nage. Plus tard, des mollusques colonisèrent le milieu terrestre et envahirent différents habitats, depuis les forêts tropicales humides jusqu'aux déserts arides.

Le cladogramme de la Figure 24 donne une interprétation de la phylogénie des mollusques. Il postule que le pied musculeux et la coquille ne sont pas des caractères ancestraux et montre que les Caudofovéates et les Solénogastres ressemblent étroitement au mollusque ancestral. Tous les autres mollusques ont une coquille et dérivent d'ancêtres à coquille. La coquille à plusieurs parties distingue les polyplacophores des autres mollusques. D'autres synapomorphies, discutées plus haut dans le chapitre, sont notées dans le cladogramme. Il y a, bien évidemment, d'autres interprétations possibles. La radiation adaptative de ce phylum rend difficile l'interprétation des relations aux niveaux taxonomiques plus élevés.

### Synthèse de la section 11.11

Les mollusques sont des lophotrochozoaires assez distants des Annélides et des autres phyla. Ils ont émergé il y a plus de 500 millions d'années. Les caudofovéates et les solénogastres sont vraisemblablement les formes les plus proches des mollusques ancestraux. Les mollusques ont subi une vaste radiation adaptative durant la période Cambrienne.

***Quels traits de caractère des membres de la classe de Polyplacophores suggèrent qu'ils ont dérivé après les solénogastres et les caudofovéates, mais avant tous les autres mollusques ?***




# ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

## La moule portefeuille de graisse (*Potamilus capax*)

### Statistiques vitales

**Classification :** Phylum des Mollusques, classe des Bivalves, ordre des lamellibranches

**Localisation :** Cours supérieur du Missisipi

**Habitat :** Substrat de rivière d'eau douce peu profond, stable, sableux ou composé de gravier

**Nombre restant :** Inconnu

**Statut :** En danger

### Histoire naturelle et statut ecologique

La moule portefeuille de graisse vit dans le sable, la vase, les graviers fins des fonds des rivières du haut bassin du Mississipi (Figure 11.1 de l'encadré). Elle s'enfonce, laissant exposé le bord postérieur de sa coquille et du manteau de façon à ce que les siphons puissent assurer la circulation de l'eau dans la cavité palléale. C'est un microphage filtreur, et comme les autres membres de la famille (Unionidés), produit des larves glochidies (*voir Figure 12.14c*). Les spermatozoïdes libérés par un mâle pénètrent dans la cavité palléale de la femelle. Les ovules sont fécondés et le développement des œufs différencient des larves glochidies qui se fixent aux branchies de la femelle. Les femelles libèrent les larves qui se fixent comme des parasites auto-stoppeurs aux branchies des poissons. Le tambour d'eau douce (*Aplodinotus grunniens*) est probablement le principal poisson-hôte. Après une courte existence parasitaire, les jeunes moules tombent sur le substrat et peuvent vivre plus de 50 ans.

La moule portefeuille de graisse (Figure 11.2 de l'encadré) est une parmi les 60 moules d'eau douce que le U.S Fish and Wildlife Service considère comme menacée ou en danger. Les chercheurs des Universités de l'État du Missouri et de l'État de l'Arkansas ont trouvé des populations apparemment saines dans le sud est du Missouri et le nord-est de l'Arkansas. Des femelles de ces populations ont été transférées dans des réservoirs de laboratoire de l'Université de l'État du Missouri ; les glochidies ont été récupérées et introduites dans des réservoirs renfermant des tambours d'eau douce. De jeunes moules furent élevées au laboratoire pendant près de un an, puis réintroduites dans leurs rivières.



**FIGURE 11.2** **Moule portefeuille de graisse (Potamilus capax).**

Les problèmes auxquels les moules d'eau douce doivent faire face ont pour origine l'exploitation économique, la destruction de l'habitat, la pollution et l'invasion de moules étrangères. L'industrie des boutons de perle a commencé la récolte des moules d'eau douce vers la fin de 1800. Début 1900, 196 usines opéraient le long de la rivière Mississipi. Après être récoltées et nettoyées les coquilles sont perforées pour fabriquer des boutons (Figure 11.3 de l'encadré). En 1912, la production industrielle des boutons a rapporté plus de 6 millions de dollars. Depuis, toutefois, la récolte a décliné.

En 1940, les boutons en plastique ont remplacé les boutons de perle mais un nouveau marché a été découvert pour les coquilles des bivalves d'eau douce. Des petits fragments de coquille placés dans les huîtres perlières jouent le rôle de noyaux autour desquels se constituent les perles de culture. Cela a relancé l'intérêt pour les moules d'eau douce qui, en 1950, ont été surrécoltées. En 1966, 3 500 tonnes ont été prélevées.

La destruction de l'habitat, la pollution et l'invasion par la moule zèbre menacent également les moules d'eau douce. Ces dernières requièrent, comme nous l'avons déjà précisé, des substrats peu profonds, stables de sable ou de graviers bien que quelques espèces aient une préférence pour la vase. La canalisation pour le trafic de barges et pour lutter contre les inondations a détruit beaucoup de moulières. L'envasement du à l'érosion a remplacé les substrats stables par des fonds mous et boueux.



**FIGURE 11.1** **Distribution de la moule portefeuille de graisse (Potamilus capax).**



**FIGURE 11.3** **Coquille d'une moule d'eau douce perforée pour fabriquer des boutons.**

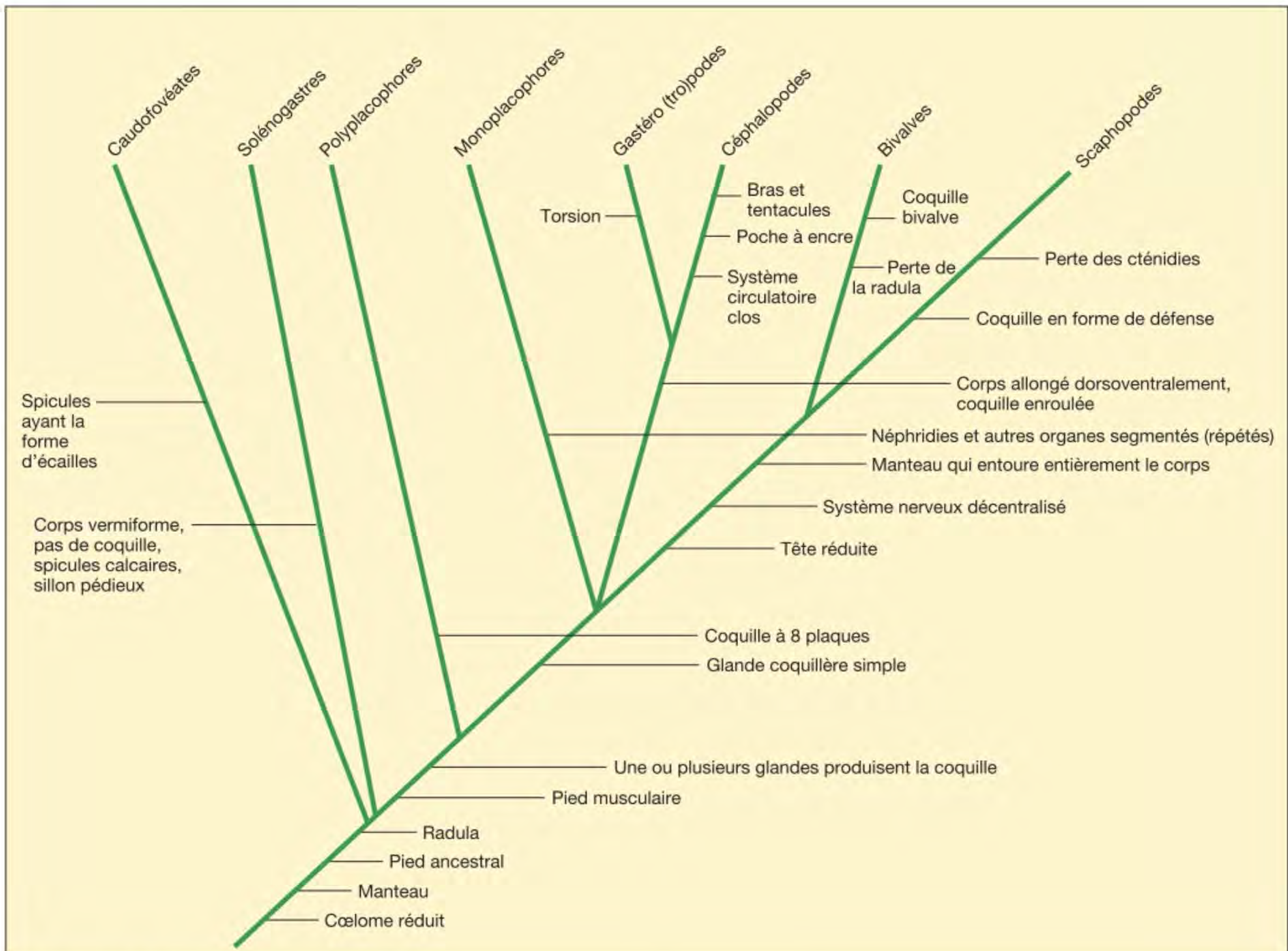



**FIGURE 11.24**

**Phylogénie des Mollusques.** Cladogramme établissant les relations possibles entre les mollusques.

# Résumé

**11.1 Perspective évolutive**
Les études récentes regroupent les mollusques et d'autres phyla dans le clade des Lophotrochozoaires. Cette interprétation éloigne les mollusques des arthropodes.

**11.2 Caractéristiques de mollusques**
Ils sont caractérisés par un ensemble tête-pied, une masse viscérale, un manteau et une cavité du manteau ou cavité palléale. La plupart des mollusques ont aussi une radula.

**11.3 Classe des Gastropodes ou Gastéropodes**
Les membres de cette classe sont les escargots et les limaces. Ils sont caractérisés par le phénomène de torsion et ont souvent une coquille enroulée. Comme beaucoup de mollusques, ils utilisent des mouvements ciliaires pour leur nutrition, ont un appareil circulatoire ouvert, des structures sensorielles bien développées et des néphridies. Ils sont soit monoïques soit dioïques.

**11.4 Classe des Bivalves**
Elle inclut les clams (palourdes), huîtres, moules et coquilles Saint-Jacques. Les bivalves n'ont pas de tête et sont recouverts par un manteau en feuillets et d'une coquille à deux valves. La plupart des bivalves utilisent leurs branchies, développées, pour assurer une nutrition par filtration. Beaucoup sont dioïques.

**11.5 Classe des Céphalopodes**
Les membres de cette classe sont les pieuvres ou poulpes, les calmars, les seiches et les nautiles. A l'exception des nautiles ils ont une coquille réduite. La portion antérieure de leur pied est transformé en un cercle de tentacules. Les céphalopodes ont un système circulatoire clos et des systèmes nerveux et sensoriel hautement perfectionnés. Ce sont des prédateurs très efficaces.

**11.6 Classe des Polyplacophores**
Les membres de cette classe sont les chitons. Ils possèdent un pied musculeux pour s'attacher aux substrats solides et une coquille constituée de huit plaques dorsales.

**11.7 Classe des Scaphopodes**

Les membres portent encore le nom de coquilles en forme de dents ou de casques. La coquille est ouverte aux deux extrémités et l'apex pointe à la surface du substrat alors que l'animal se déplace dans les sédiments marins meubles.

**11.8 Classe des Monoplacophores**

Les membres de cette classe ont une coquille indivise arquée et un pied, large et aplati. Ils vivent à de grandes profondeurs dans l'Océan Pacifique et, jusqu'en 1952, n'étaient connus qu'à l'état fossile.

**11.9 Classe des Solénogastres**

Les solénogastres vivent sur les coraux dont ils se nourrissent de polypes. Ils n'ont pas de coquille ni de pied musculeux. Leur pied est modifié en un sillon pédieux ventral.

**11.10 Classe des Caudofovéates**

Les membres de cette classe sont des fouisseurs de substrats marins de profondeur. Ils n'ont ni coquille ni pied musculaire.

**11.11 Considérations phylogénétiques supplémentaires**

Les mollusques sont des lophotrochozoaires phylogénétiquement distants des Annélides. Les caudofovéates et les solénogastres sont probablement les plus proches du mollusque ancestral. La radiation adaptative des mollusques est à l'origine de leur présence dans la plupart des écosystèmes de la terre.

## Questions de révision sur les concepts

1. Des différentes fonctions de la liste ci-après, une seule n'est pas assurée par la cavité palléale des mollusques. Laquelle.
   a. Echanges gazeux
   b. Rôle de squelette hydrostatique
   c. Excrétion
   d. Elimination des déchets de la digestion
   e. Relargage des produits de la reproduction
2. Les membres des classes de mollusques qui suivent ont un système circulatoire ouvert, à l'exception d'une classe. Laquelle ?
   a. Bivalves
   b. Gastéropodes
   c. Céphalopodes
   d. Polyplacophores
3. Chez les gastéropodes, la nourriture est piégée dans une masse mucoïde appelée le __________________, qui se prolonge jusqu'à l'estomac et qui est entraînée dans un mouvement de rotation d'origine ciliaire.
   a. style
   b. protostyle
   c. stylet cristallin
   d. radula
   e. odontophore
4. Différentes séquences des structures impliquées dans l'entrée de la nourriture dans la cavité palléale d'un bivalve sont proposées dans la liste ci-dessous. Laquelle est correcte ?
   a. Ouverture inhalante, filaments branchiaux, sillon nourricier, palpes labiaux, bouche
   b. Ouverture inhalante, palpes labiaux, sillon nourricier, filaments branchiaux, bouche
   c. Ouverture inhalante, sillon nourricier, filaments branchiaux, palpes labiaux, bouche
   d. Ouverture inhalante, filaments branchiaux, palpes labiaux, sillon nourricier, bouche
5. Une seule des affirmations suivantes concernant l'évolution des mollusques est inexacte. Laquelle ?
   a. Gastéropodes et céphalopodes sont plus étroitement apparentés qu'ils ne le sont avec les autres groupes de mollusques.
   b. Solénogastres et Caudofovéates sont deux classes dont les membres ressemblent étroitement au mollusque ancestral.
   c. Le pied musculaire et la coquille sont les caractéristiques du mollusque ancestral.
   d. Les mollusques sont des lophotrochozoaires phylogénétiquement distants des Annélides.

## Questions d'analyse et d'application

1. Comparez et faites la différence entre les squelettes hydrauliques des mollusques et les squelettes hydrostatiques des cnidaires et des pseudocoelomates.
2. Reprenez les fonctions des cavités du corps présentées dans le Chapitre 7. Lesquelles de ces fonctions peuvent s'appliquer au cœlome des mollusques ?
3. Les étudiants confondent souvent torsion et enroulement de la coquille. Décrivez chacune d'elles et ses effets sur la structure et la fonction du gastéropode.
4. Les bivalves sont souvent utilisés comme indicateurs de la qualité de l'environnement. Dites pourquoi à partir des connaissances acquises sur les membres de cette classe.

# 12

# Les annélides : l'organisation métamérique du corps



## Plan du chapitre



## 12.1 Perspective évolutive

### Compétences à acquérir

1. Décrire les relations des Annélides avec les autres phyla animaux.
2. Expliquer les avantages de la métamérisation pour un annélide.

Au moment de la pleine lune de Novembre sur les îles Samoa du Pacifique Sud, les gens courent d'un côté de l'autre pour préparer l'une des plus grandes fêtes de l'année. Dans une semaine exactement la mer donnera une récolte qu'ils pourront ramasser dans les filets et les seaux (Figure 12.1). Les vers, par millions, transformeront l'océan dans ce qu'un écrivain appelait « une soupe de vermicelles ». Les célébrants se gorgent de vers qui ont été cuits ou enveloppés dans des feuilles de l'arbre à pain. Le ver palolo des Samoa (*Palolo viridis*) passe la totalité de sa vie d'adulte sur le fond marin, dans des terriers, parmi les coraux. Chaque mois de Novembre, une semaine après la pleine lune, le ver sort de son terrier et des segments du corps spécialisés dans la reproduction sexuée se détachent et flottent à la surface alors que le reste du ver survit sur le fond. La surface de l'eau se décolore lorsque les gonades larguent des quantités innombrables d'ovules et de spermatozoïdes. La fête des indigènes, cependant, est de courte durée ; la période d'essaimage est de deux jours seulement et ne se reproduit plus jusqu'à l'année suivante.

Le palolo des Samoa est membre du phylum des Annélides (L. *annelus*, anneau). Ce phylum a pour membres, de nombreux vers marins (Figure 12.2), les vers de terre et les sangsues prédatrices (Figure 12.1).

Les caractères principaux qui définissent ce phylum sont :

1. Organisation métamérique du corps, symétrie bilatérale, forme de ver
2. Clivage spiral des œufs, larve trochophore (lorsque les stades larvaires sont présents) et formation du cœlome par schizocœlie
3. Soies (ou chètes) épidermiques, paires
4. Système circulatoire clos
5. Ganglions supra-pharyngiens dorsaux et chaîne nerveuse ventrale ganglionnée
6. Métanéphridies (généralement) et protonéphridies

### Relations avec les autres phyla

Les annélides font partie des lophotrochozoaires. Ils partagent un ancêtre commun avec les Mollusques, les Brachiopodes, les Bryozoaires, les Némertiens et autres (Figure 12.1). Cette interprétation phylogénétique est en désaccord avec la classification traditionnelle qui considérait annélides et arthropodes (insectes, crustacés et apparentés) comme très proches. Annélides et arthropodes partagent certaines caractéristiques ontogénétiques des protostomiens, comme la formation du cœlome par schizocœlie et la différenciation de la bouche à partir du blastopore (*voir Figure 7.13*). Les membres de ces deux phyla ont

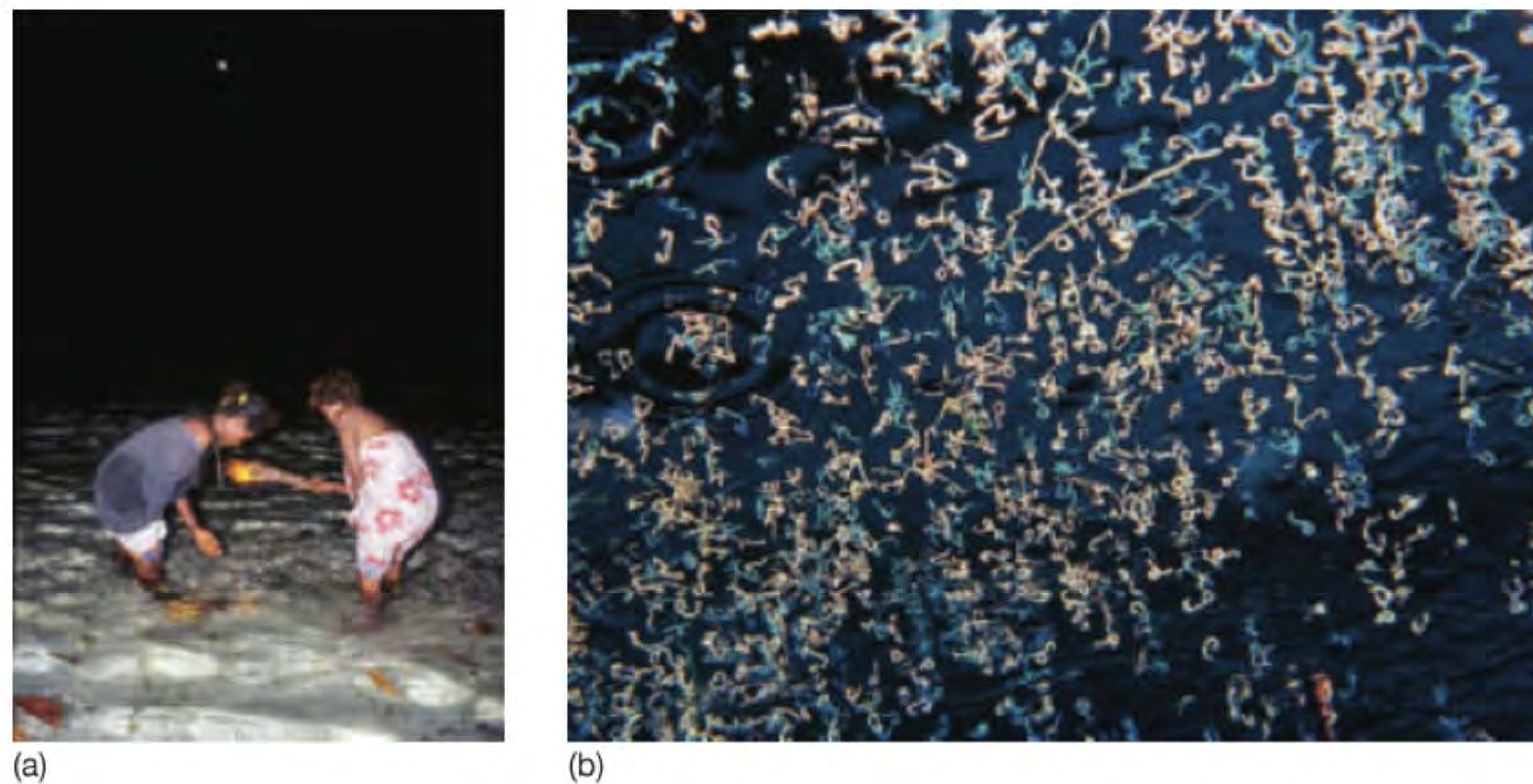



**FIGURE 12.1**

**Les fêtes du Palolo.** (*a*) Les femmes du Nggela Group (îles de Floride) des îles Solomon utilisent la lumière de torches pour attirer les régions reproductrices des *Palola viridis* durant l'essaimage. Les photorécepteurs portés par les segments reproducteurs favorisent la réponse des vers à la lumière. (*b*) Un essaim de vers vu au travers de la lentille d'une caméra de plongeur. Photographie de la page 204 : palolos (appelés « odu » par les insulaires) prêts pour le festin. (*Photographies dues à la courtoisie du Dr. Simon Foale, Principle Research Fellow, ABC Centre of Excellence for Coral Reef Studies, James Cook University, Queensland, Australia*).

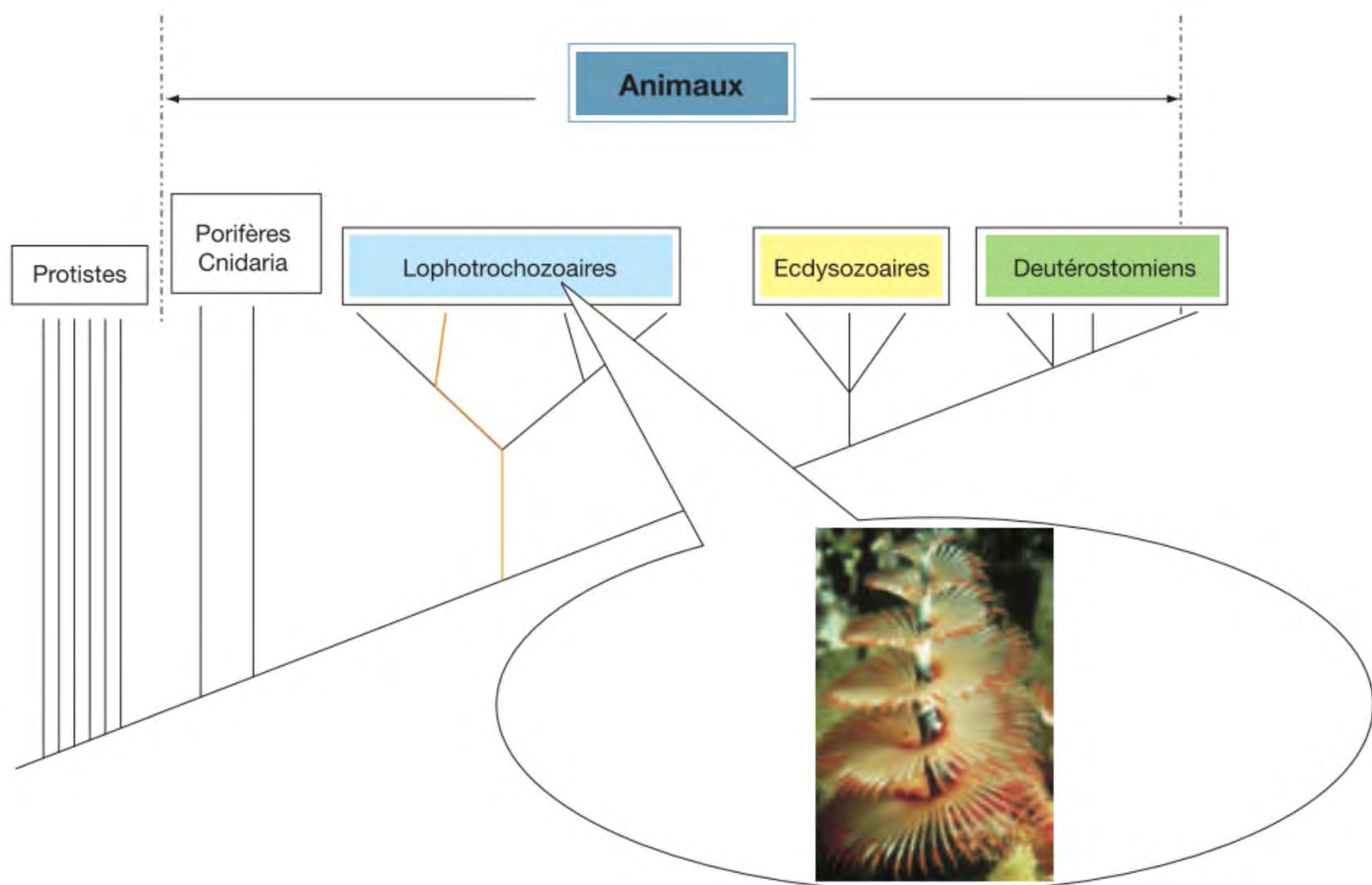



**FIGURE 12.2**

**Relations évolutives entre les annélides et les autres animaux.** La figure propose une interprétation des relations que les annélides entretiennent avec les autres membres du règne animal. Les arguments qui la soutiennent sont fournis par les données de la biologie du développement et de la biologie moléculaire. Les Annélides font partie des Lophotrochozoaires aux côtés des Mollusques, des Plathelminthes, des Rotifères et d'autres (*voir intérieur de la page de couverture*). Le phylum renferme environ 10 000 espèces de vers segmentés. La plupart sont marins et traditionnellement placés dans la classe des Polychètes. Comme cela est discuté dans le texte ce point de vue est remis en question par les données de la biologie moléculaire. Le ver à éventail (*Sriro branchus*) est montré ici. L'éventail de ce polychète qui vit dans un tube est spécialisé dans la prise de nourriture et les échanges respiratoires.

## TABLEAU 12.1
### Classification traditionnelle du phylum des Annélides

**Phylum des Annélides**

Le phylum des animaux triploblastiques, cœlomates dont les membres sont métamérisés (segmentés), allongés et à section transversale arrondie ou ovale. Les annélides ont un tube digestif complet ; des soies épidermiques paires ; et une chaîne nerveuse ventrale. Le phylum est traditionnellement subdivisé en trois classes. L'analyse cladistique a conduit à d'autres interprétations, qui seront discutées plus tard.

**Classe des Polychètes**

La classe d'annélides la plus vaste ; principalement marins ; tête avec des yeux et des tentacules ; parapodes portant de nombreuses soies ; monoïques ou dioïques ; développement impliquant fréquemment un stade larvaire trochophore. *Nereis, Arenicola, Sabella.* Plus de 5 300 espèces.

**Classe des Clitellates**

Pas de parapodes ; peu ou pas de soies ; clitellum qui intervient dans la formation du cocon ; monoïques avec développement direct. Vers de terre et sangsues.

**Sous-classe des Oligochètes**

Peu de soies ; pas de tête distincte ; principalement dulcicoles ou terrestres. *Tubifex, Lumbricus.* Plus de 3 000 espèces.

**Sous-classe des Hirudinés**

Les sangsues ; corps à 34 segments ; chaque segment subdivisé en anneaux ; ventouses postérieure et généralement antérieure présentes ; soies réduites ou absentes. Dulcicoles, marines et terrestres. *Hirudo.* Environ 500 espèces.

également une organisation segmentaire du corps (discutée dans la section suivante). La segmentation s'est apparemment installée indépendamment dans les deux groupes à partir du moment où les preuves moléculaires ont convaincu les zoologistes que l'existence des lignages Lophotrochozoaires/Ecdysozoaires était validée. La segmentation est également présente chez les Chordés – ce qui permet de supposer une troisième origine indépendante de cette organisation du corps.

Le phylum des Annélides est traditionnellement divisé en deux classes et a été considéré comme étroitement apparenté à trois autres groupes d'animaux semblables à des vers, mais placés dans des phyla séparés. La classification traditionnelle, présentée dans le Tableau 12.1, est celle autour de laquelle ce chapitre est organisé. Les trois groupes de vers qui ont des affinités avec les annélides sont les Sipuncles, les Echiurides et les Siboglinidés (connus auparavant sous le nom de Pogonophores). Comme cela sera discuté plus en détail, il y a de plus en plus de preuves morphologiques et moléculaires qui supportent l'intégration de ces groupes dans les Annélides. Ces preuves suggèrent de les positionner parmi les polychètes ce qui signifie que la classe des Polychètes est probablement un groupe paraphylétique. Ces commentaires montrent simplement que l'évolution des annélides est peu comprise et demeure l'objet de recherches actives et de débats.

Ce phylum, très divers, est apparu, comme beaucoup d'autres, à la période précambrienne précoce, il y a plus de 600 millions d'années. Malheureusement, cette période est peu documentée et les voies évolutives qui ont conduit à l'émergence des premiers annélides ne sont pas connues.

## Métamérisation et tagmatisation

Le corps des vers de terre est subdivisé en une série de segments ressemblant à des anneaux. La subdivision est également interne, ce qui, évidemment, n'est pas visible extérieurement. Cette organisation segmentaire porte le nom de métamérie ou organisation métamérique (Gr. *meta*, après + *mere*, partie) (N. d. T. métamérisme est un anglicisme et n'est pas utilisé en français).

La métamérie influence profondément chaque aspect structural et fonctionnel de l'annélide et retentit sur l'arrangement des organes le long du corps. Chaque segment ou métamère est un compartiment qui renferme ses propres structures excrétrices, nerveuses et circulatoires (N. d. T. notions de néphromère, neuromère et angiomère). Comme il sera discuté plus loin, ce type d'organisation doit être mis en relation avec la circulation sanguine et l'irrigation des appendices segmentaires des vers marins (classe des Polychètes). Chez la plupart des formes actuelles, toutefois, cette organisation se présente comme particulièrement adaptée à la réalisation de deux fonctions étroitement associées : le support et la locomotion. L'une et l'autre dépendent de l'agencement métamérique du cœlome. Ceci ne peut être compris qu'en examinant la façon dont le cœlome se forme et comment sont disposés les muscles de la paroi du corps.

Au cours du développement embryonnaire, la cavité cœlomique apparaît après segmentation de bandelettes mésodermiques pleines positionnées, entre ectoderme et endoderme, de chaque côté du tractus digestif. L'élargissement des cavités qui se creusent conduit à la formation de septa qui séparent deux métamères adjacents et qui résultent de l'affrontement des bords antérieur et postérieur de chaque espace cœlomique (N. d. T. les septa portent le nom de dissépiments) et des mésentères dorsal et ventral associés au tractus digestif (Figure 12.3).

Les muscles dérivent également du mésoderme intramétamérique. Chaque métamère renferme, de l'extérieur vers l'intérieur, une couche de muscles circulaires disposée sous l'épiderme puis une couche de muscles longitudinaux. Ces muscles courent d'un septum à un autre (N. d. T. la musculature d'un métamère donné est une unité myomérique ou myomère). Quelques polychètes renferment en plus des muscles obliques et les sangsues ont également des mucles dorso-ventraux.

L'arrangement segmentaire des espaces cœlomiques et des muscles offre un premier avantage : il crée des compartiments hydrostatiques qui favorisent la réalisation de fonctions de support et de locomotion qui n'est pas possible chez les animaux non métamérisés qui utilisent un squelette hydrostatique. Chaque segment peut être contrôlé indépendamment de segments éloignés et les muscles peuvent agir comme paires antagonistes à l'intérieur d'un segment. Le volume constant du liquide cœlomique constitue un squelette hydrostatique sur lequel opèrent les muscles. Il en résulte des changements de forme de groupes localisés de métamères, à la base des mouvements de nage, de reptation et de fouissement.

Le second avantage que procure la métamérie est l'atténuation des effets d'une blessure. Les métamères adjacents à une zone lésée, isolés par les septa, ne sont pas atteints et peuvent assurer les fonctions vitales et maintenir la survie de l'animal.

L'organisation métamérique présente un troisième avantage, celui de permettre à certaines régions du corps de se spécialiser dans la réalisation de fonctions distinctes comme la nutrition, la locomotion et la reproduction. Cette spécialisation est appelée **tagmatisation** (Gr. *tagma*, arrangement) (N. d. T. les régions spécialisées sont des tagmes). Le processus est une règle chez les arthropodes, mais quelques annélides présentent ce type de modification. (Les

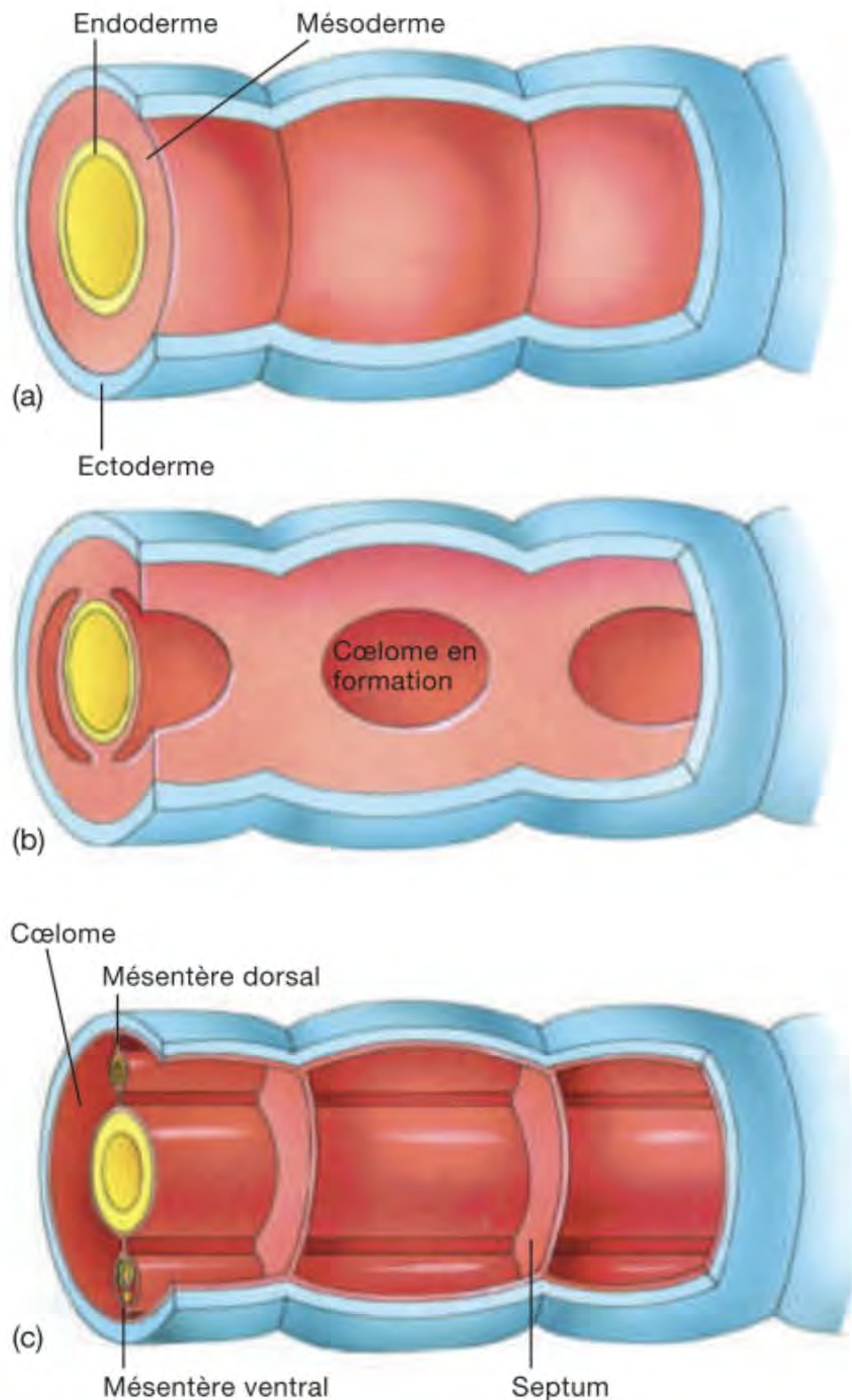



**FIGURE 12.3**

**Développement des espaces métamériques et cœlomiques chez les Annélides.** (*a*) Une masse mésodermique pleine sépare l'ectoderme de l'endoderme dans les stades embryonnaires précoces. (*b*) Deux cavités apparaissent dans chaque segment par creusement du mésoderme des deux côtés de l'endoderme (formation du cœlome par schizocœlie). (*c*) Ces cavités s'agrandissent dans toutes les directions. L'expansion des sacs cœlomiques laisse une fine couche de mésoderme appliquée contre la paroi du corps (péritonéum pariétal), une autre appliquée contre le tube digestif (péritonéum viscéral) avec formation des mésentères dorsal et ventral. L'expansion antéro-postérieure du cœlome de segments adjacents forme le septum à double membrane qui sépare les métamères.

arthropodes regroupent des animaux comme les insectes, les araignées, les mites, les tiques et les crustacés). Comme mentionné plus haut, la métamérie des annélides, des arthropodes et des chordés serait apparue indépendamment dans les trois phyla. Cette convergence évolutive au niveau de ces phyla qui ont connu un grand succès montre qu'un ou plusieurs des avantages précédemment exposés a ou ont eu une influence majeure dans l'évolution des formes du corps des animaux.

### Synthèse de la section 12.1

Les membres du phylum des Annélides sont des vers segmentés. Ce sont des lophotrochozoaires et, de ce fait, partagent le même ancêtre commun avec les mollusques, les némertes, les rotifères et d'autres. Le corps des Annélides est métamérisé. La métamérisation se traduit par la mise en place de compartiments hydrostatiques, réduit les conséquences de blessures et favorise la tagmatisation.

***Comment les preuves apportées par la biologie moléculaire ont-elles imposé une réévaluation de la classification des Annélides ?***

## 12.2 Classe des Polychètes

### Compétences à acquérir

1. Expliquer comment la métamérie influence la biologie des vers Polychètes.
2. Comparer le système circulatoire clos d'un annélide Polychète au système circulatoire ouvert d'un mollusque bivalve.

Les membres de la classe des Polychètes (Gr. *polys*, plusieurs + *chaite*, cheveu) sont principalement marins et ont entre 5 et 10 cm de long. Avec plus de 5 300 espèces, les Polychètes constituent la classe d'Annélides la plus importante. Ils occupent une grande variété d'habitats. Beaucoup vivent sur le fond océanique, fixés sur les rochers ou les coquilles ou dans les crevasses des récifs coralliens. D'autres polychètes sont fouisseurs et se déplacent dans le substrat par le jeu des contractions péristaltiques de la paroi du corps. Un seau contenant du sable intertidal renferme un nombre très important et une étonnante variété de ces vers fouisseurs. D'autres polychètes construisent des tubes de grains de sable cimentés ou de matériel organique sécrété. Les tubes faits de mucus sont utilisés pour la protection ou pour la nutrition.

### Structure externe et locomotion

En plus de son organisation métamérique, le corps des polychètes est caractérisé par la présence d'expansions latérales appelées **parapodes** (Gr. *para*, de côté + *podion*, petit pied) (Figure 12.4). Des racines chitineuses supportent les parapodes dans lesquels sont implantées de nombreuses soies. Les **soies** (L. *saeta*, soie) (aussi appelées **chètes**) sont sécrétées à partir d'invaginations des extrémités distales des



**FIGURE 12.4**

**Classe des Polychètes.** Structure externe de *Nereis virens*. Noter les nombreux parapodes.

parapodes. Elles jouent un rôle dans la locomotion en s'agrippant au substrat et dans le maintien de l'animal dans son terrier ou son tube.

Le **prostomium** (Gr. *pro*, avant + *stoma*, bouche) d'un polychète est un lobe qui se projette dorsalement et antérieurement à la bouche. Il contient de nombreuses structures sensorielles incluant des yeux, des antennes, des palpes et fossettes ou sillons désignés sous le nom d'organes nucaux. Le premier segment du corps ou **péristomium** (Gr. *peri*, autour), entoure la bouche et porte des tentacules sensoriels ou cirres (N. d. T. le péristomium porte deux paires de cirres tentaculaires et correspond en fait aux deux premiers métamères fusionnés).

L'épiderme est une simple couche de cellules columnaires qui sécrètent une **cuticule** inerte protectrice. Quelques polychètes ont des glandes épidermiques qui produisent des composés luminescents.

Différentes espèces de polychètes sont capables de marcher, de ramper rapidement ou de nager. Pour ce faire, les muscles longitudinaux d'un côté du corps agissent à l'inverse de ceux qui sont situés de l'autre côté de telle sorte que des vagues ondulatoires se propagent de la région postérieure à la tête. La force propulsive est fournie par les parapodes et les soies qui agissent contre le substrat ou l'eau. Les parapodes des deux côtés du corps sont en opposition de phase. Quand la musculature longitudinale d'un côté d'un segment se contracte, les muscles parapodiaux du côté opposé se contractent également, le parapode se durcit et les soies font saillie (Figure 12.5*a*). Quand un polychète change de mode de locomotion et passe d'une reptation lente à la nage, la période et l'amplitude des vagues ondulatoires augmentent (Figure 12.5*b*).

Les polychètes fouisseurs progressent dans le sable ou la vase par des contractions de la paroi du corps ou en ingurgitant le substrat. Ils se nourrissent et digèrent la matière organique incluse dans le substrat et évacuent la fraction non digestible par l'anus (N. d. T. les organismes qui pratiquent ce mode de nutrition sont dits limivores, les mangeurs de boue).

## Nutrition et système digestif

Le tractus digestif des polychètes est un tube rectiligne que les mésentères et les septa suspendent dans la cavité du corps. La région antérieure est modifiée en un proboscis qui se dévagine sous l'action de muscles protracteurs et de la pression du liquide cœlomique. Des muscles rétracteurs ramènent le proboscis dans le péristomium. Chez quelques-uns, quand le proboscis est dégainé, des paires de mâchoires sont ouvertes et assurent la saisie de la proie. Les polychètes prédateurs ne quittent pas leur terrier ou les crevasses des récifs coralliens. Quand une proie s'approche de l'entrée du terrier, le ver allonge rapidement sa partie antérieure, dévagine le proboscis et entraîne la proie à l'intérieur. Quelques polychètes ont des glandes à venin à la base des mâchoires. D'autres polychètes sont herbivores ou nécrophages et utilisent les mâchoires pour déchirer la nourriture. Les polychètes « deposit-feeding » (exemple *Arenicola*) extraient la matière organique des sédiments qu'ils ingèrent (N. d. T. le terme français qui correspond à « deposit-feeders », animaux qui pratiquent ce mode de nutrition, est « dépositivore ». Un dépositivore est un animal qui se nourrit des débris animaux ou végétaux en cours de décomposition déposés sur le fond ou présents dans le sédiment qu'il fouille, si c'est un fouisseur. Le dépositivore n'ingère pas le sédiment contrairement au limivore, que nous avons précédemment défini. La limite entre les deux comportements alimentaires est ténue, la distinction subtile, mais strictement parlant, l'arénicole est un limivore et non un dépositivore). Le tractus digestif comprend un pharynx exsertile formant proboscis, un sac de stockage appelé

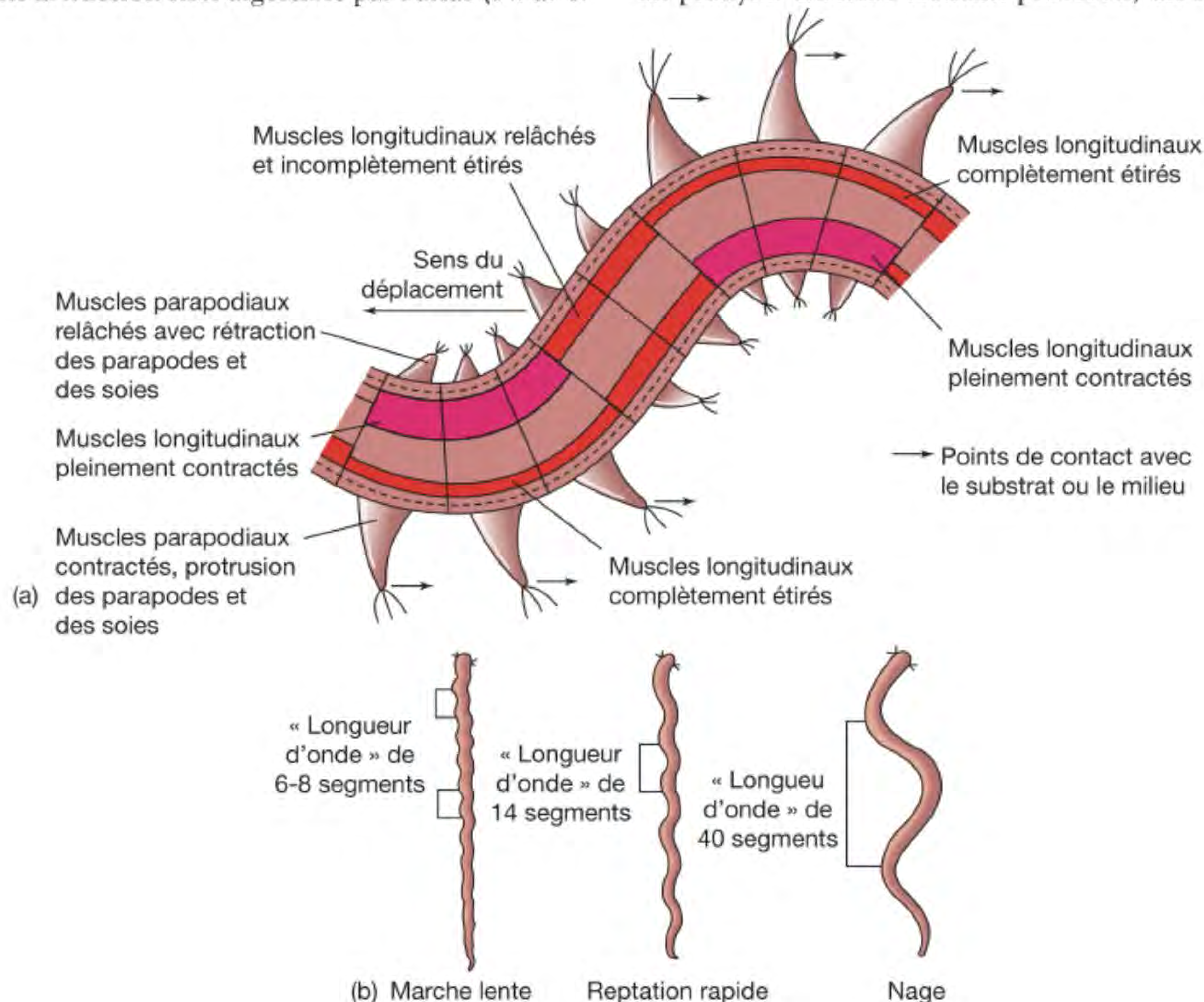



**FIGURE 12.5**

**Locomotion des Polychètes.** (*a*) Vue dorsale d'un polychète montrant l'antagonisme de la musculature longitudinale des côtés opposés du corps, et les conséquences sur la protrusion et le mouvement des parapodes. (*b*) La période et l'amplitude des vagues locomotrices augmentent lorsque l'animal passe d'une « marche lente » à un mode de nage. *De « A LIFE OF INVERTEBRATES » © 1979 W. D. Russell-Hunter.*

jabot (ou œsophage), un gésier broyeur (ou estomac) et un intestin, long et rectiligne. Il est comparable au tractus digestif des vers de terre (*voir Figure 12.12*). La digestion de la matière organique est extracellulaire et les particules inorganiques passent dans l'intestin et sont rejetées comme tortillons (tortillons de déjection).

Beaucoup de polychètes sédentaires et vivant dans des tubes sont des filtreurs. Ils n'ont pas habituellement de proboscis, mais possèdent d'autres structures spécialisées dans la prise de nourriture. Certains, comme les sabelles (vers à éventail), sont pourvus d'une couronne de tentacules en forme d'entonnoir. Des cils, sur les tentacules, font circuler l'eau et piègent les particules. Ces dernières sont transportées le long d'un sillon nourricier creusé dans l'axe du tentacule. Au cours du transport un tri sépare les grosses particules qui sont rejetées des plus fines qui sont amenées à la bouche. Un autre filtreur, *Chaetopterus*, vit dans un tube en forme de U et sécrète un filet de mucus qui collecte les particules alimentaires de 1 micron au maximum. Les parapodes des segments 14 à 16 sont modifiés et créent les courants de filtration. Une fois plein, le filet à mucus est ingéré.

L'élimination des déchets de la digestion peut être un problème pour les polychètes tubicoles. Dans le cas, où le tube est ouvert à ses deux extrémités, le courant d'eau circulant à l'intérieur du tube assure l'évacuation. Dans le cas où le tube n'a qu'une ouverture, l'animal doit se retourner à l'intérieur ou utiliser des bandes ciliées pour faire progresser les fèces vers l'ouverture.

Les polychètes qui vivent sur des substrats riches en matière organique dissoute peuvent assurer de 20 à 40 % de leur approvisionnement énergétique par absorption au travers des téguments de sucres ou d'autres composés organiques. Ce mode de nutrition est connu chez d'autres phyla animaux, mais il couvre rarement plus de 1 % des besoins énergétiques.

## Échanges gazeux et circulation

Les gaz respiratoires diffusent simplement au travers de la paroi du corps et les parapodes augmentent la surface d'échanges. Chez beaucoup de polychètes, des branchies parapodiales l'accroissent encore.

Les polychètes ont un système circulatoire clos. L'oxygène est habituellement transporté sous forme combinée à des pigments respiratoires, généralement dissous dans le plasma plutôt que séquestrés dans des cellules sanguines. Le sang peut être incolore, vert ou rouge en fonction de la nature du pigment.

Les éléments contractiles des systèmes circulatoires sont représentés par une aorte dorsale, située au-dessus du tractus digestif, qui propulse le sang de l'arrière vers l'avant et d'une aorte ventrale, sous le tractus digestif, qui le propulse en sens inverse. Entre ces deux vaisseaux se situent deux ou trois jeux de vaisseaux segmentaires qui reçoivent le sang de l'aorte ventrale et le répartit dans des lits de capillaires au niveau du tube digestif et de la paroi du corps. Des capillaires sont également en relation avec des vaisseaux segmentaires qui délivrent le sang à l'aorte dorsale (Figure 12.6).

## Fonctions nerveuse et sensorielle

Le système nerveux est organisé de façon semblable dans les différentes classes d'annélides. Il comprend une paire de ganglions supra-pharyngiens, reliée à une paire de ganglions sous-pharyngiens par des connectifs péripharyngiens disposés dorso-ventralement de chaque côté du pharynx. Une double chaîne nerveuse ventrale court le long du corps, sous le bord ventral de l'espace cœlomique. Elle porte une paire de ganglions nerveux par métamère (N. d. T. la paire de ganglions nerveux est donc un marqueur anatomique du métamère, c'est le neuromère que nous avons signalé précédemment). La chaîne

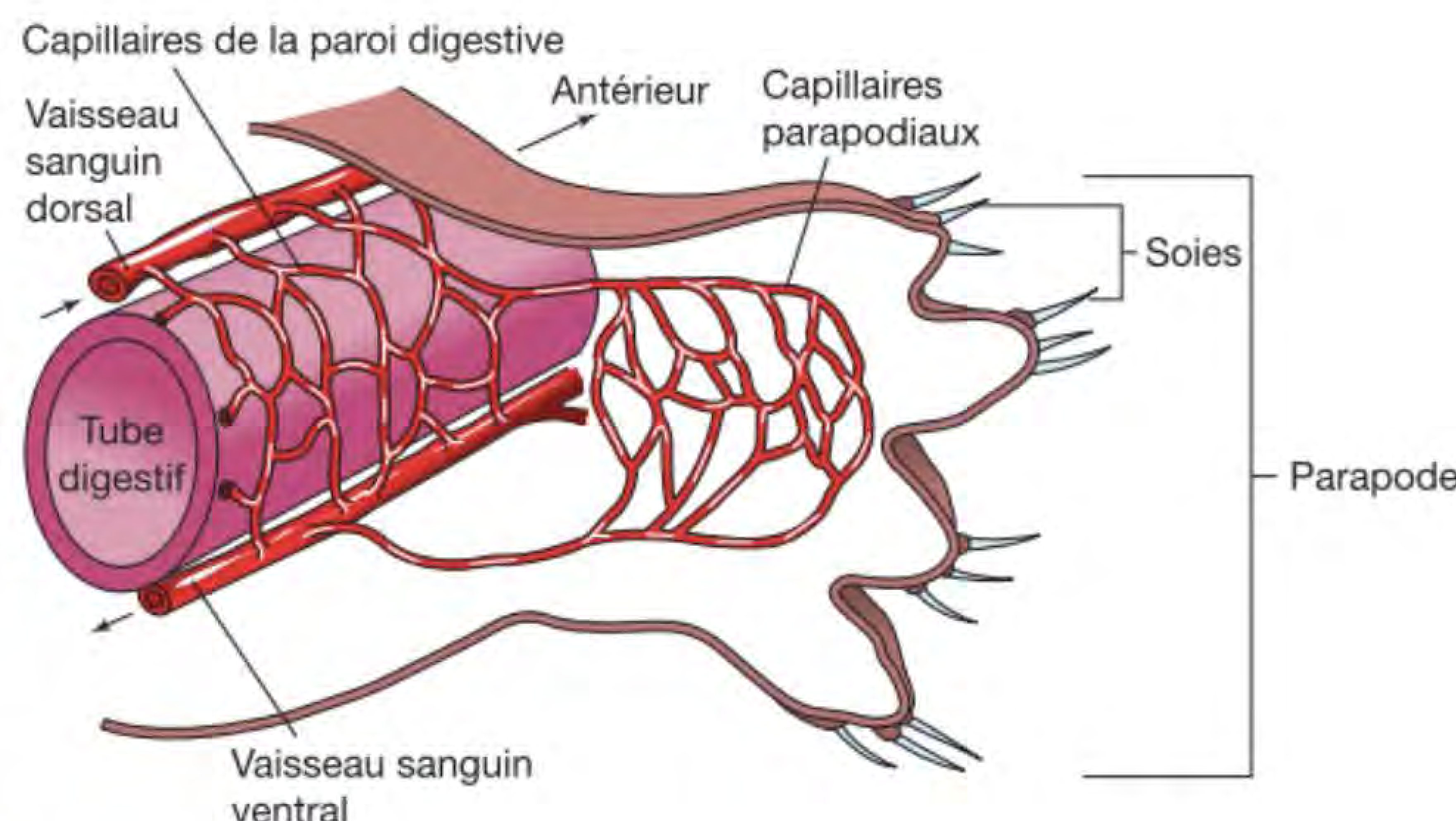



**FIGURE 12.6**

**Système circulatoire d'un Polychète.** Section transversale dans le corps et un parapode. Dans le système circulatoire clos présenté ici, le sang circule postéro-antérieurement dans le vaisseau dorsal et en sens inverse dans le vaisseau ventral. La direction du flux sanguin est matérialisée par les flèches noires. Des lits de capillaires interconnectent les vaisseaux dorsal et ventral.

ventrale et les paires de ganglions segmentaires peuvent fusionner de façon plus ou moins étendue selon les groupes taxonomiques. Des nerfs latéraux émergent de chaque ganglion, en relation avec la musculature de la paroi et d'autres structures du segment (Figure 12.7*a*.)

Les ganglions nerveux coordonnent les mouvements de nage et de reptation des segments isolés. (Quiconque s'est servi de bouts de vers comme appâts pour les poissons peut attester que la tête – avec les ganglions pharyngiens – n'est pas nécessaire pour coordonner les mouvements). Chaque segment agit séparément des segments voisins avec lesquels il est étroitement coordonné. Les ganglions sous-pharyngiens sont impliqués dans la fonction de locomotion qui requiert la coordination de segments plus distants. Les ganglions supraœsophagiens contrôlent probablement les fonctions motrices et sensorielles mises en jeu dans la prise de nourriture et les fonctions sensorielles requises dans la locomotion.

En plus de fibres nerveuses de petit diamètre qui coordonnent la locomotion, la chaîne ventrale renferme des fibres de plus gros diamètre (ou fibres géantes) qui interviennent dans les réactions d'échappement (Figure 12.7*b*). Par exemple, un stimulus fort, comme un hameçon, appliqué à une extrémité du corps provoque une réaction immédiate de retrait. Les fibres géantes ont approximativement 50 microns de diamètre et conduisent les influx nerveux à 30 m/seconde (alors que la vitesse de conduction des fibres de 4 microns de diamètre est de l'ordre de 0,5 m/seconde).

Les polychètes ont une grande diversité de structures sensorielles. Deux à quatre paires d'yeux sont à la surface du prostomium. Ils sont plus ou moins complexes, depuis la simple cupule oculaire de cellules photoréceptrices, jusqu'à de véritables yeux pourvus, en plus, d'une cornée, d'une lentille et d'un corps vitré. La plupart des polychètes réagissent négativement à des intensités lumineuses élevées. Les sabelles, toutefois, réagissent négativement à une diminution de la lumière. Ils se rétractent dans leur tube s'ils sont dans l'ombre. C'est, vraisemblablement, une réaction de protection vis-à-vis d'un prédateur potentiel qui passe à leur voisinage. Les organes nucaux sont des paires de fossettes ou fentes sensorielles disposées à l'arrière de la tête (N. d. T. nucaux ou organes de la nuque). Innervés par des nerfs issus des ganglions supraœsophagiens, ce sont des chémorécepteurs impliqués dans la détection de la nourriture. Des statocystes sont présents dans la région céphalique et des

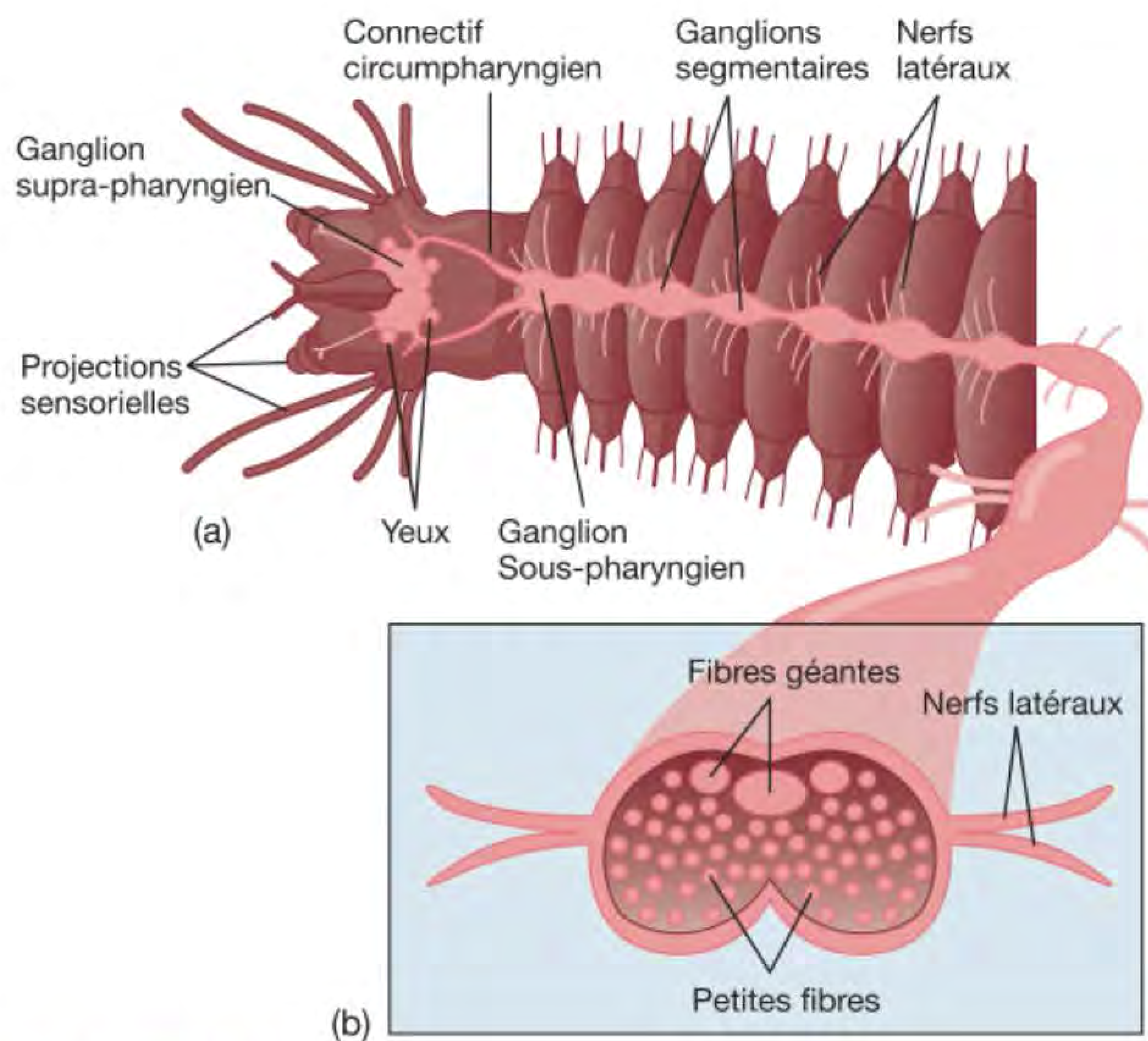



**FIGURE 12.7**

**Système nerveux d'un polychète.** (*a*) Des connectifs lient les ganglions supra et sous-pharyngiens. Les ganglions segmentaires et les nerfs latéraux sont disposés sur toute la longueur du corps. (*b*) Section transversale de la chaîne nerveuse ventrale, montrant les fibres géantes.

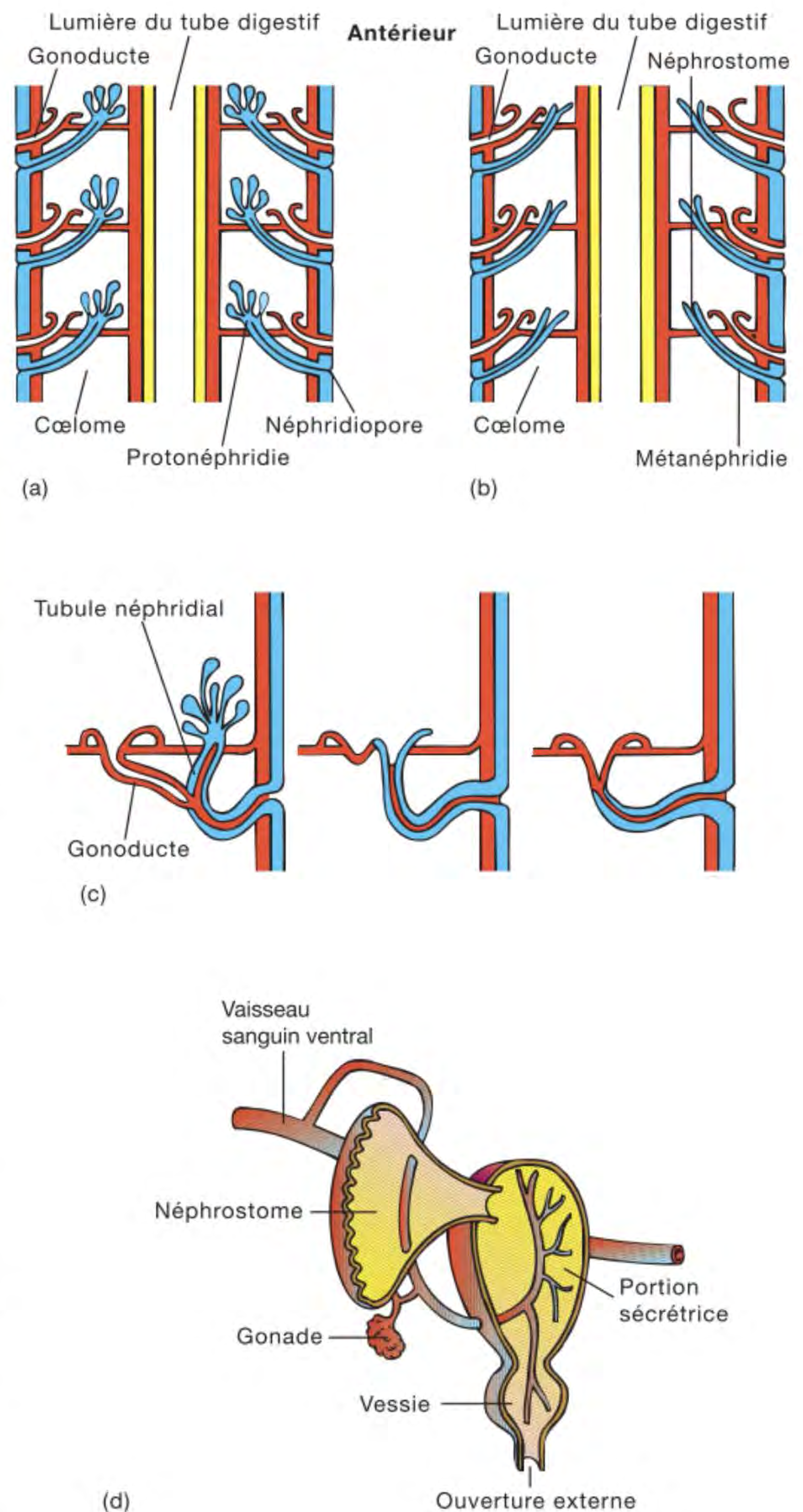



**FIGURE 12.8**

**Néphridies des Annélides.** (*a*) Protonéphridie. Les extrémités bulbaires de cette néphridie contiennent une touffe de flagelles qui dirige les déchets vers l'extérieur du corps. Chez les polychètes primitifs, un gonoducte (cœlomoducte) transporte les gamètes à l'extérieur. (*b*) Métanéphridie. Un entonnoir cilié ouvert (le néphrostome) récupère les déchets et assure leur évacuation à l'extérieur. (*c*) Chez les annélides actuels, le gonoducte et les tubules néphridiens présentent différents degrés de fusion. (*d*) Les néphridies des annélides modernes sont étroitement associées aux lits de capillaires pour la sécrétion et les tubules néphridiens peuvent avoir une vessie élargie. *De « A LIFE OF INVERTEBRATES » © 1979 W. D. Russell-Hunter.*

récepteurs tactiles, sous la forme de tubercules ciliés ou agencés en crêtes ou en bandes sont répartis sur toute la surface du corps.

## Excrétion

Les annélides excrètent de l'ammoniaque et, comme celle-ci diffuse facilement dans l'eau, la majeure partie de l'excrétion azotée se réalise à travers la paroi du corps. Les organes excréteurs spécialisés sont plutôt impliqués dans l'osmorégulation (équilibre hydrique et ionique), mais les capacités restent limitées. La plupart des espèces marines, placées dans une eau de mer très diluée, ne peuvent survivre à l'entrée d'eau et à la perte des ions. L'évolution des capacités osmotiques n'a permis qu'à un petit nombre de polychètes d'envahir les eaux douces.

Les organes excréteurs des annélides sont des néphridies, comme ceux de beaucoup d'invertébrés. Les annélides ont deux types de néphridies. Une protonéphridie est un tubule qui, à une extrémité est connectée à une ampoule fermée et dont l'autre extrémité communique avec l'extérieur par un orifice appelé néphridiopore. L'ampoule est munie d'une touffe de flagelles et les fluides progressent dans le tubule (Figure 12.8*a* ; *voir également Figure 10.7*). Quelques polychètes primitifs ont des protonéphridies paires, à disposition segmentaire, avec l'ampoule se projetant au travers du dissépiment dans le métamère précédent (N. d. T. l'organe excréteur est donc à cheval sur deux métamères, il est intermétamérique).

La plupart des polychètes possèdent également des métanéphridies. Une **métanéphridie** débute par un entonnoir cilié, appelé néphrostome, ouvert dans la cavité cœlomique du métamère précédent. Le tubule aboutit à un néphridiopore percé dans la paroi du corps ou, occasionnellement, dans l'intestin (Figure 12.8*b* et *c*). Il y a habituellement une seule paire de métanéphridies par métamère et les tubules peuvent être longs, enroulés et se terminer par une portion dilatée en vessie. Un réseau de capillaires est généralement associé au tubule et joue un rôle important dans le transport actif des ions du sang à la néphridie (Figure 12.8*d*).

Quelques polychètes ont un tissu chloragogène associé au tube digestif. Ce tissu participe au métabolisme des acides aminés de tous les annélides et il est décrit plus loin dans la discussion concernant les oligochètes.

## Régénération, reproduction et développement

Tous les polychètes ont un remarquable pouvoir de régénération. Ils peuvent remplacer des parties perdues, et quelques espèces ont des zones de rupture qui leur permettent de s'autotomiser quand ils sont saisis par un prédateur. Les segments perdus sont ensuite régénérés.

Certains polychètes se reproduisent selon la voie asexuée par bourgeonnement ou par fission transversale (scissiparité), mais la reproduction sexuée est le mode le plus répandu. La plupart des polychètes sont dioïques. Les gonades se présentent comme des masses de gamètes qui font saillie au niveau du péritoneum. Primitivement, elles se forment dans tous les segments du corps, mais chez beaucoup de polychètes, elles se localisent dans des segments spécifiques. Les gamètes sont libérés dans la cavité cœlomique où ils maturent. Les vers femelles matures sont souvent bourrés d'œufs. Les gamètes sont émis de deux façons, soit par les néphridiopores après s'être engagés dans les néphridies par les néphrostomes, soit après rupture de la paroi du corps. Dans ce cas, l'adulte meurt. Seules quelques espèces de polychètes ont des gonoductes séparés. Cette disposition est considérée comme primitive (*voir Figures 12.8a-c*).

La fécondation est généralement externe sauf pour quelques espèces qui pratiquent la copulation. Un comportement particulièrement original a été décrit chez *Platynereis megalops* par Woods Hole, du Massachusetts. Vers la fin de leur vie, les mâles et les femelles ne se nourrissent plus et leur tube digestif dégénère. A ce moment les gamètes se sont accumulés dans le cœlome. Mâle et femelle s'enroulent l'un autour de l'autre et le mâle introduit son anus dans la bouche de la femelle. Comme les tubes digestifs ont dégénéré, les spermatozoïdes sont directement transférés dans le cœlome bourré d'œufs de la femelle. Cette méthode assure la fécondation de la plupart des œufs que la femelle évacue par son anus. Après la copulation les vers meurent.

L'**épitoquie** est la formation d'un individu reproducteur (forme épitoque) qui diffère de l'individu non mature ou forme atoque. Fréquemment, le corps de la forme épitoque est subdivisé en deux régions. Les segments antérieurs ne sont pas modifiés et participent normalement aux fonctions de maintenance alors que les segments postérieurs sont élargis et remplis de gamètes. Les parapodes de l'épitoque sont modifiés, adaptés à une nage plus efficace.

Le chapitre a commencé avec la description des modalités de l'essaimage de *Palolo viridis* (le ver palolo des îles Samoa) et de son impact culturel sur les habitants de la région. Des modalités comparables sont observées chez d'autres espèces, habituellement en réponse à des changements dans l'intensité lumineuse en rapport avec les périodes lunaires. Le ver palolo de l'Atlantique, par exemple, essaime à l'aurore durant les premier et troisième quartiers du cycle lunaire de juillet.

Les zoologistes pensent que l'essaimage des épitoques a, au moins, trois avantages. Le premier est que les prédateurs ne peuvent pas dévaster une population entière puisque les individus non reproducteurs demeurent intacts sous la surface de l'eau. Le second est que les individus doivent devenir actifs sexuellement en même temps et qu'ils doivent être très proches les uns des autres. L'essaimage assure qu'un grand nombre d'animaux se trouve donc au bon endroit au moment voulu. Le troisième tient à ce que ce rassemblement d'individus pendant de courtes périodes est un véritable banquet pour les prédateurs. Toutefois, la disponibilité des proies étant limitée à de courtes périodes pendant l'année, les populations de prédateurs ne peuvent pas aller au-delà des limites de leur régime. Par conséquent, les prédateurs dînent gloutonnement puis quittent les épitoques qui produiront la génération suivante d'animaux.

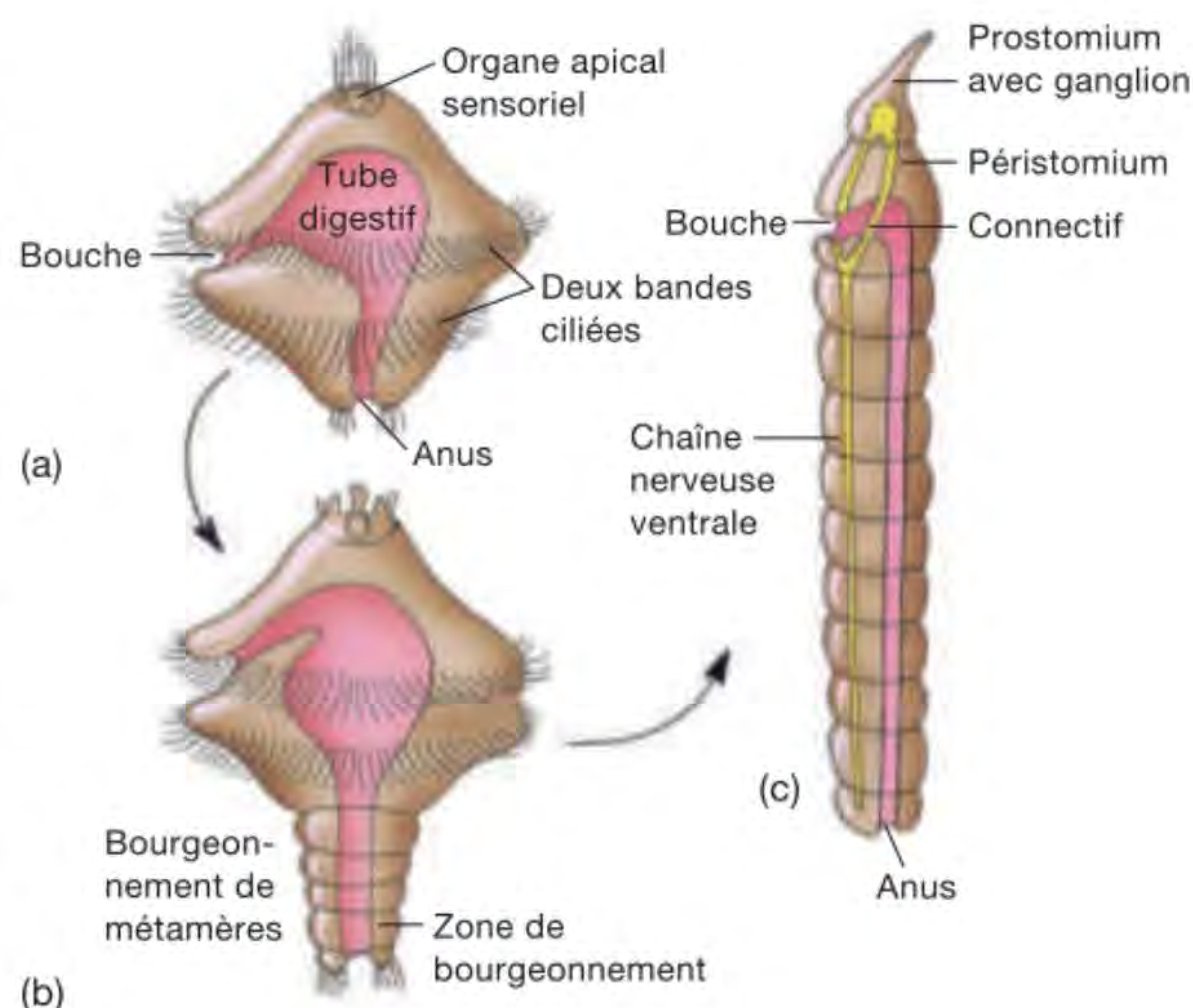



**FIGURE 12.9**

**Développement des Polychètes.** (*a*) Trochophore. (*b*) Une larve planctonique plus âgée, montrant la mise en place des segments du corps. Tandis que le nombre de segments augmente, la larve se dépose sur le substrat. (*c*) Ver juvénile. *De « A LIFE OF INVERTEBRATES » © 1979 W. D. Russell-Hunter.*

Le clivage spiral des œufs fécondés conduit à une larve trochophore planctonique qui bourgeonne des métamères antérieurement à l'anus (N. d. T. zone de croissance prépygidiale). La larve, éventuellement, tombe sur le substrat (Figure 12.9). Elle croît par addition de nouveaux segments mis en place postérieurement. Ainsi l'extrémité antérieure du polychète est la plus ancienne. Beaucoup d'autres polychètes n'ont pas de larve trochophore et leur développement est direct ou évolue à partir d'une autre forme larvaire.

## Synthèse de la section 12.2

Les membres de la classe des Polychètes sont des vers marins. Ils sont caractérisés par la présence de parapodes à nombreuses soies présents sur la plupart des segments du corps. Les parapodes sont utilisés pour la locomotion et le fouissage. Les polychètes ont des comportements alimentaires variés incluant la capture des particules alimentaires présentes dans le sédiment et la filtration. Ils ont un système circulatoire clos et un système nerveux ventral comprenant ganglions et nerfs. L'excrétion est généralement assurée par des métanéphridies segmentaires qui s'ouvrent à l'extérieur par des pores percés dans la paroi du corps. Les polychètes peuvent se reproduire par voie asexuée. La reproduction sexuée se fait par fécondation externe et le développement comprend une larve trochophore.

***En quoi l'irrigation des métanéphridies par un réseau de capillaires rend-t-elle le processus d'excrétion plus efficace que celui d'une protonéphridie ?***

## 12.3 Classe des Clitellates

### Compétences à acquérir

1. Comparer les formes du corps d'un oligochète et d'une sangsue.
2. Comparer les modes de fécondation et de développement des clitellates et des polychètes.

Les clitellates (L. *clitellae*, selle) comprennent les vers de terre et apparentés et les sangsues. Les sous-classes décrites dans les sections qui suivent avaient auparavant le statut de classes. Les études cladistiques ont établi que la présence d'un clitellum utilisé pour la formation d'un cocon, la monoécie et le développement direct, ainsi qu'un nombre réduit ou l'absence de soies sont des caractères synapomorphies qui définissent un clade auquel appartiennent ces deux groupes. Les données moléculaires confirment fortement la monophylie des Clitellates.

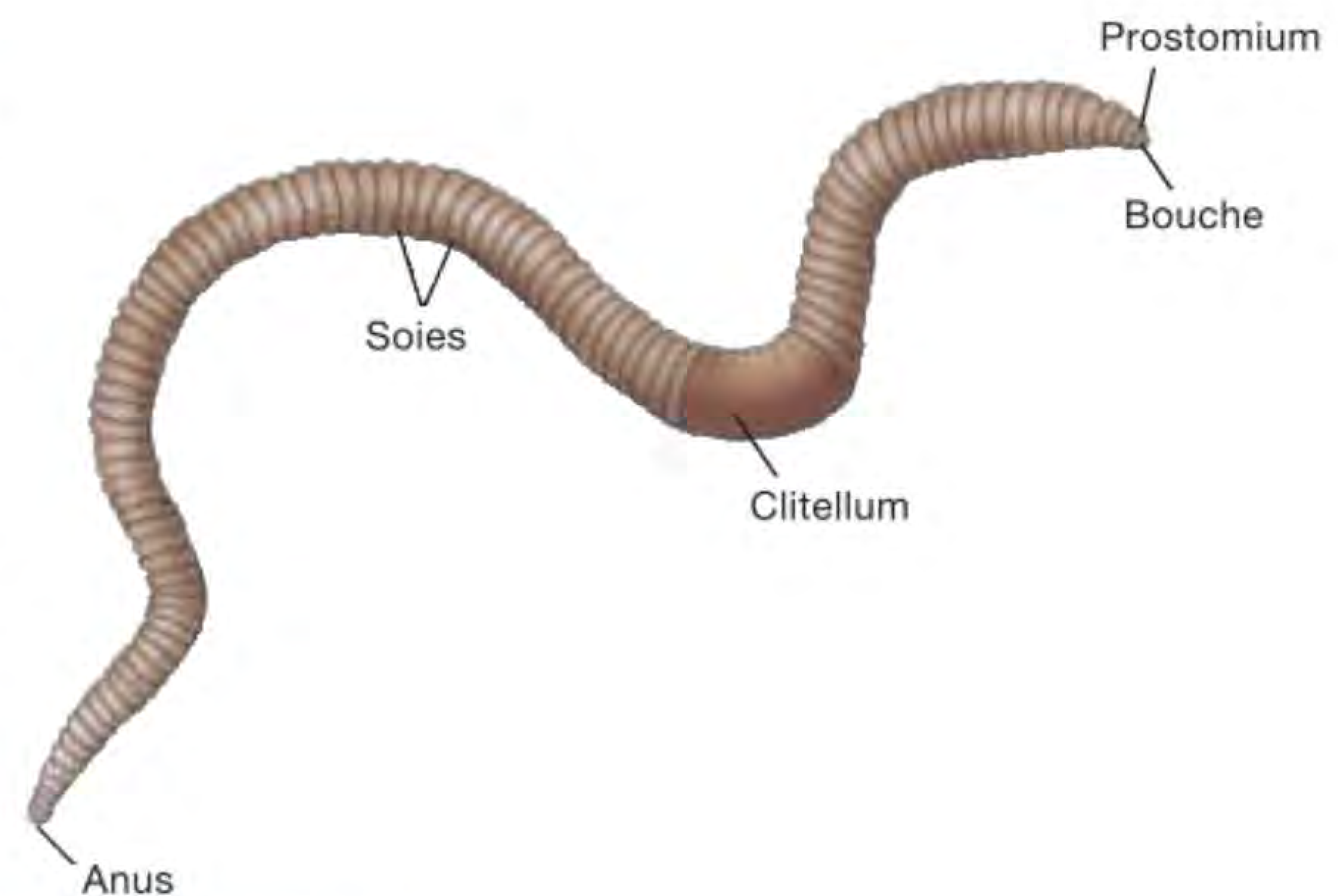



**FIGURE 12.10**

**Sous-classe des Oligochètes.** Structures externes du ver de terre, *Lumbricus terrestris*.

### Sous-classe des Oligochètes

Elle renferme environ 3 000 espèces trouvées à travers le monde dans les habitats d'eaux douces et terrestres (*voir Tableau 12.1*). Quelques oligochètes sont dans les estuaires ou sont marins. Les espèces aquatiques vivent dans les eaux peu profondes où ils fouissent dans la vase et les débris. Les espèces terrestres vivent dans les sols riches en matière organique et quittent rarement leurs terriers. Lorsque l'atmosphère est chaude, sèche, ils s'enfoncent à près de trois mètres sous la surface. Le comportement des vers de terre est bien connu. *Lumbricus terrestris* est communément utilisé dans les laboratoires de zoologie en raison de sa grande taille. Il a été introduit aux États-Unis à partir de l'Europe du nord et a prospéré. Les espèces indigènes communes comme *Eisenia foetida* et *Allolobophora* sont de taille plus petite.

#### *Structure externe et locomotion*

Les oligochètes (Gr. *oligos*, peu + *chaite*, cheveu) ont des soies, mais en plus petit nombre que les polychètes (d'où le nom de la sous-classe). Ils n'ont pas de parapodes, car ceux-ci, avec leurs longues soies, ne sont pas appropriés à leur mode de vie fouisseur, mais leur tégument porte des soies courtes. Le prostomium est un petit lobe ou un cône qui surmonte la bouche et qui est dépourvu d'appendices sensoriels. Une succession de métamères de la moitié antérieure du corps est habituellement gonflé en une structure en forme de ceinture appelée **clitellum** qui sécrète du mucus pendant la copulation et forme le cocon (Figure 12.10). Comme chez les polychètes, le corps est recouvert d'une cuticule inerte.

Pour se déplacer le ver joue sur l'antagonisme des muscles circulaires et longitudinaux d'un groupe de segments. Des vagues de contractions, contrôlées par le système nerveux, parcourent le corps de l'arrière vers l'avant.

Les segments, dans une région, se renflent et les soies ressortent lorsque la musculature longitudinale se contracte et des points de contact sont établis avec la paroi de la galerie. Dans les segments qui précèdent cette région, la musculature circulaire se contracte, les soies se rétractent et les segments s'allongent provoquant une poussée vers l'avant. La contraction des muscles longitudinaux dans les segments situés en arrière d'une région renflée pousse ces segments vers l'avant. Ainsi les segments progressent vers l'avant par rapport à la galerie en même temps que les vagues de contraction se déplacent antérieurement (Figure 12.11).

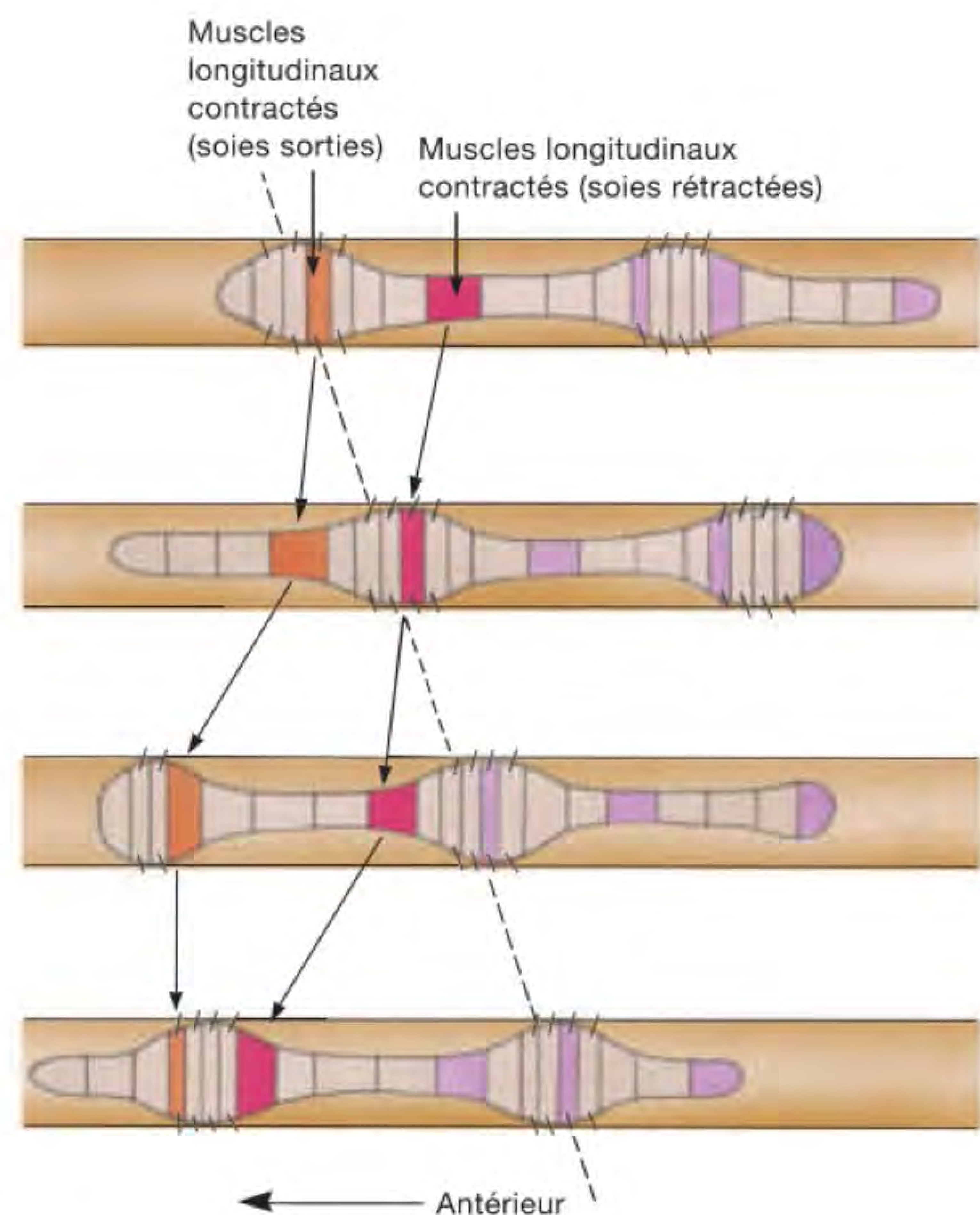



**FIGURE 12.11**

**Locomotion du ver de terre.** Les flèches désignent l'activité dans des segments spécifiques du corps et les lignes brisées indiquent les régions de contact avec le substrat. *De « A LIFE OF INVERTEBRATES » © 1979 W. D. Russell-Hunter.*

Le fouissage résulte de la pression hydrostatique cœlomique transmise vers le prostomium. Lorsqu'un ver se fait un chemin dans le sol, il utilise l'allongement des segments postérieurs et la saillie des soies pour s'ancrer à la paroi de la galerie qu'il creuse. Quiconque a essayé d'extraire un ver de terre de sa galerie a pu se rendre compte de l'efficacité de l'ancrage. La contraction des muscles circulaires transforme le prostomium en un cône en forme de coin, de 1 mm de

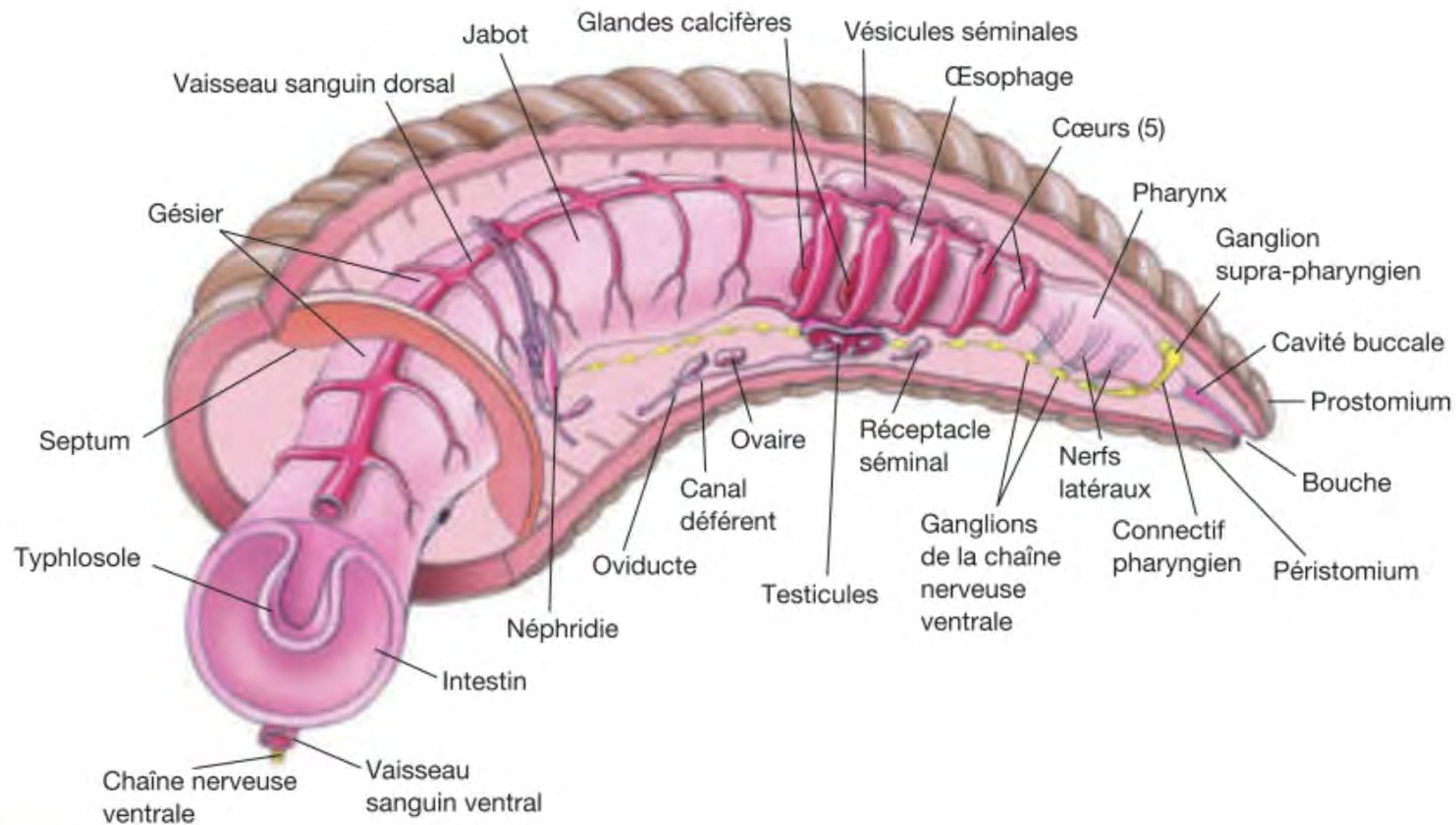



**FIGURE 12.12**

**Structure du ver de terre.** Vue latérale des structures internes du tiers antérieur du ver de terre. Un seul septum complet est montré.

diamètre au sommet. La contraction des muscles de la paroi génère une pression cœlomique qui force le prostomium à s'enfoncer dans le sol. Durant le fouissage, les vers de terre ingurgitent des quantités considérables de terre.

## Nutrition et système digestif

Les oligochètes sont des nécrophages qui se nourrissent d'abord de la végétation tombée et en décomposition, qu'ils tirent dans leurs galeries, la nuit. Le tractus digestif est tubulaire et rectiligne (Figure 12.12). La bouche conduit à un pharynx musculaire. Le pharynx agit comme une pompe d'ingestion de la nourriture. La bouche pousse la nourriture et le pharynx la pompe et la transfère à l'œsophage. L'œsophage est un tube étroit qui, fréquemment, s'élargit pour former un estomac, un jabot ou un gésier, les deux derniers étant communs chez les espèces terrestres. Le jabot est une structure de stockage à paroi peu épaisse alors que le gésier est musculaire, limité par une cuticule et adapté au broyage. Les glandes calcifères sont des évaginations de l'œsophage qui débarrassent le corps de l'excès de calcium absorbé avec la nourriture. Elles participent aussi à la régulation du pH des fluides corporels. L'intestin est un tube rectiligne, principal site de digestion et d'absorption. Une invagination dorsale de l'épithélium, appelée typhlosole, augmente la surface de l'intestin. Il se termine par l'anus.

## Échanges gazeux et circulation

Les fonctions se déroulent comme chez les polychètes. Quelques vaisseaux segmentaires sont développés et sont contractiles. Chez le ver de terre, par exemple, les vaisseaux segmentaires qui entourent l'œsophage propulsent le sang du vaisseau dorsal au vaisseau ventral et antérieurement dans le vaisseau ventral vers la bouche. Ils sont parfois appelés « cœurs », mais les principales structures propulsives sont les vaisseaux dorsal et ventral (*voir Figure 12.12*). Des branches issues du vaisseau ventral irriguent l'intestin et la paroi du corps.

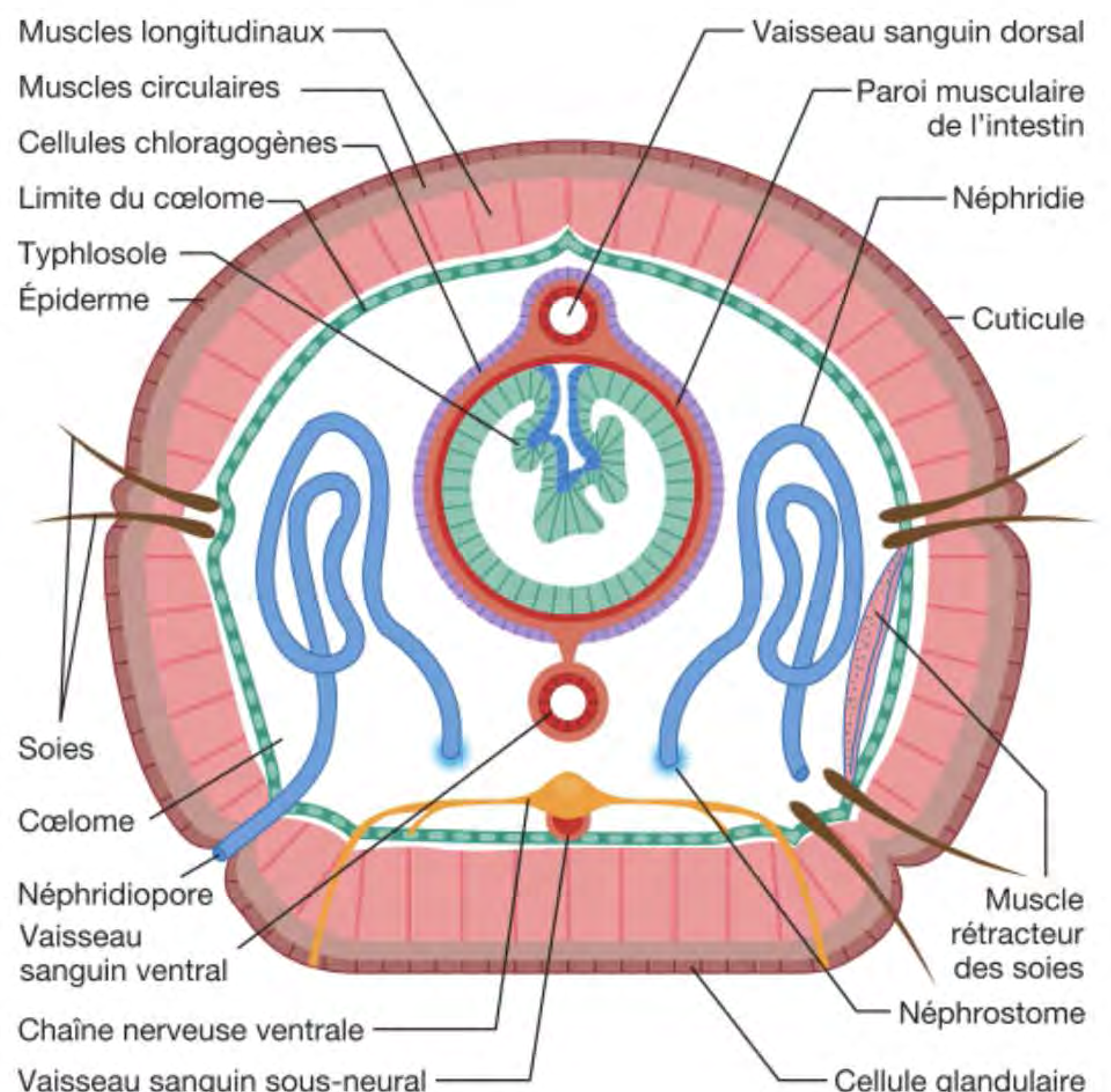



**FIGURE 12.13**

**Section transversale du ver de terre.** Les néphrostomes montrés ici devraient être associés au segment précédent. La paire ventrale de soies d'un côté a été omise pour montrer le néphridiopore, orifice de la néphridie.

## *Fonctions nerveuse et sensorielle*

À part la fusion des deux ganglions de chaque neuromère, les aspects structuraux et fonctionnels sont les mêmes que ceux des polychètes. Comme chez ces derniers, des fibres nerveuses géantes contrôlent les réactions d'échappement. Une telle réponse est mise en jeu après stimulation de l'extrémité antérieure ou postérieure du ver. Une impulsion conduite à l'extrémité opposée du ver initie la mise en place d'un point d'ancrage et la contraction rapide des muscles longitudinaux éloigne brusquement le ver du stimulus.

Les yeux des oligochètes ne sont pas bien développés, en relation avec leur mode de vie souterrain. C'est le cas de tous les animaux qui vivent dans l'obscurité. Certains oligochètes ont des ocelles, simples cupules pigmentaires et d'autres ont « un sens dermique à la lumière » assuré par des cellules photoréceptrices disséminées sur les faces dorsale et latérale du corps. Elles sont à l'origine d'un phototropisme négatif en forte lumière (éloignement de la source lumineuse), mais positif vis-à-vis d'une lumière faible (mouvement vers la source lumineuse).

Les oligochètes sont sensibles à une grande variété de stimuli chimiques et mécaniques. Les récepteurs correspondants sont répartis sur toute la surface du corps, particulièrement autour du prostomium.

## *Excrétion*

Les organes de l'excrétion et de la régulation hydrique et ionique sont les métanéphridies. Comme chez les polychètes, les néphridies sont à cheval sur deux métamères, avec le néphrostome dans un segment, le tubule et le néphridiopore dans celui qui suit immédiatement. Les déchets azotés sont l'ammoniac et l'urée. Les oligochètes excrètent des quantités importantes d'urine très diluée et retiennent des ions vitaux, ce qui est essentiel pour des organismes qui vivent dans des environnements où l'eau est abondante mais les ions essentiels limités.

Les oligochètes (comme les autres annélides) possèdent un tissu chloragogène qui entoure le vaisseau sanguin dorsal et borde la surface dorsale de l'intestin (*voir Figure 12.13*). Le **tissu chloragogène** a des activités similaires à celles du foie des vertébrés. C'est un site du métabolisme des acides aminés. Ils y sont déaminés et il transforme l'ammoniac en urée. Il convertit également les sucres en excès en réserves énergétiques de glycogène et de lipides.

## *Reproduction et développement*

Tous les oligochètes sont monoïques et pratiquent la fécondation croisée avec copulation (accouplement) et transfert de spermatozoïdes. Une à deux paires de testicules et une paire d'ovaires sont localisées au niveau du septum antérieur de certains métamères de la région antérieure du corps. Les spermiductes et les oviductes débutent par un entonnoir cilié qui récupère les gamètes.

Les testicules sont étroitement associés à trois paires de **vésicules séminales** qui sont des sites de stockage et de maturation des spermatozoïdes avant leur libération. Les **réceptacles séminaux** (N. d. T. ou spermathèques) reçoivent les gamètes mâles durant la copulation. Une paire d'ovisacs, de très petite taille, associés aux oviductes, est le site de maturation et de stockage des œufs avant leur largage (Figure 12.14).

Durant la copulation, chez *Lumbricus*, les deux partenaires sont alignés en positions inverses (tête-bêche), accolés au niveau de leurs régions antérieures. Dans cette orientation, le clitellum de l'un fait face aux segments génitaux de l'autre. Une gaine de mucus sécrétée par le clitellum enveloppe les moitiés antérieures des deux vers et

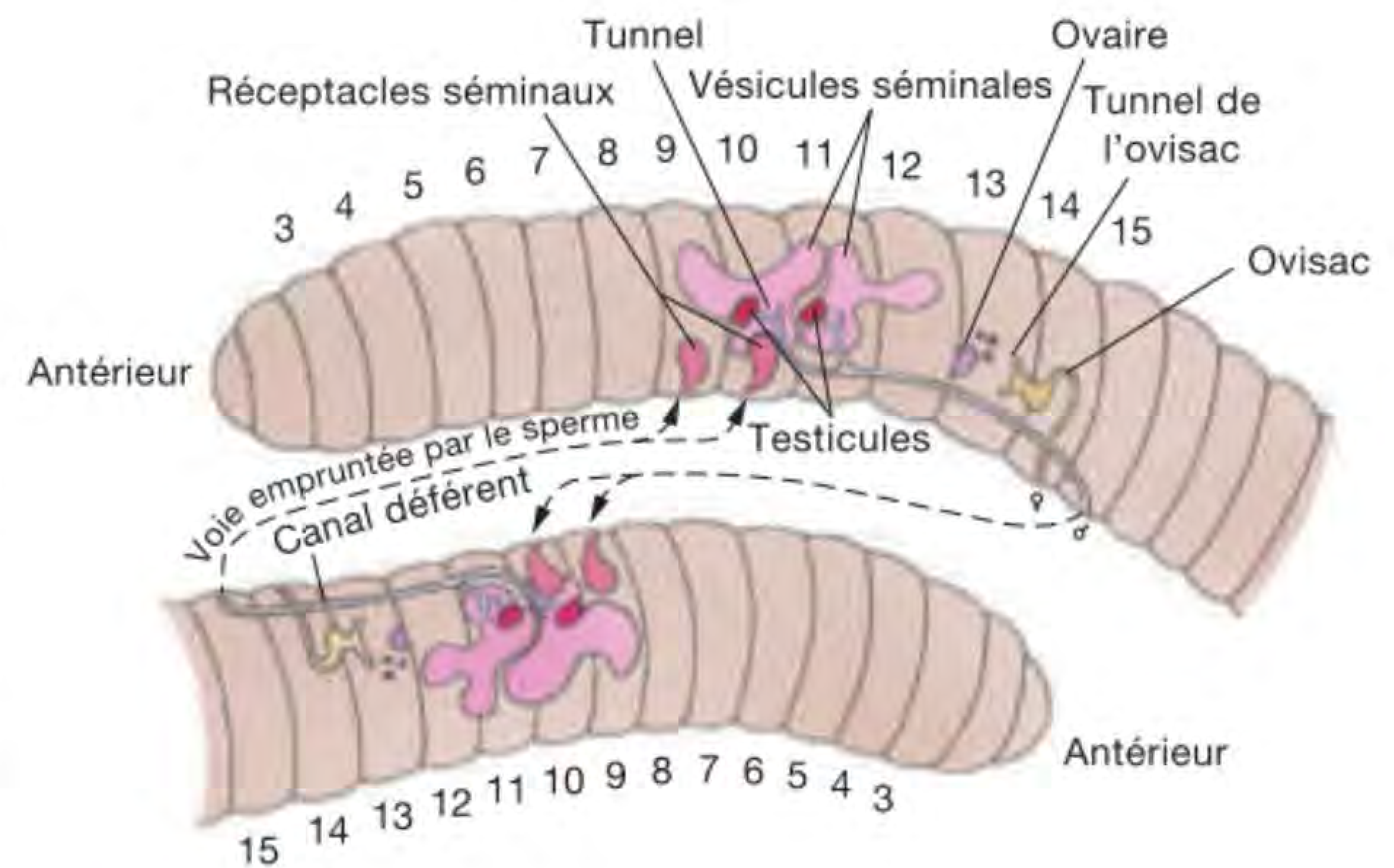



**FIGURE 12.14**

**Reproduction du ver de terre.** Accouplement des vers de terre, montrant la disposition des structures reproductrices et la voie empruntée par le sperme durant l'échange (flèches).

les maintient en place. Quelques espèces ont des structures péniales et des soies génitales qui participent au contact. Chez *Lumbricus*, le spermiducte rejette le sperme qui emprunte des sillons spermatiques externes, creusés dans la paroi ventrale suite à la contraction de muscles spécialisés. Les contractions musculaires le long des sillons font progresser les spermatozoïdes jusqu'aux ouvertures des réceptacles séminaux. Chez d'autres oligochètes, les spermiductes sont à la hauteur des réceptacles et le transfert de sperme est direct. La copulation dure de deux à trois heures durant lesquelles les deux partenaires donnent et reçoivent des spermatozoïdes.

Après la copulation, le clitellum forme un cocon pour le dépôt des œufs et des spermatozoïdes. Il est fait de matériel mucoïde et chitineux et entoure le clitellum. Ce dernier sécrète une réserve nutritive, substance albuminoïde, dans le cocon et le ver fait glisser le cocon vers l'avant en se retirant progressivement. Les œufs puis les spermatozoïdes sont déposés dans le cocon lorsque celui-ci passe au niveau des orifices génitaux femelles puis des ouvertures des réceptacles séminaux. La fécondation se déroule dans le cocon et, lorsque le ver s'est complètement retiré, les deux extrémités du cocon sont scellées et il est déposé dans le sol humide.

Le clivage spiral est modifié et le développement est direct. L'éclosion intervient au bout d'une ou de quelques semaines selon les espèces, avec les jeunes vers qui émergent à l'une des extrémités du cocon.

Les oligochètes d'eau douce se reproduisent également par voie asexuée. Elle se réalise notamment par division transversale (scissiparité) du ver suivie de la régénération des parties manquantes.

# Sous-classe des Hirudinés

La sous-classe des Hirudinés (L. *hirudin*, sangsue) comprend environ 500 espèces de sangsues (*voir Tableau 12.1*). La plupart des espèces peuplent les eaux douces ; d'autres sont marines ou terrestres. Les sangsues ont pour proies de petits invertébrés (N. d. T. ce sont des clitellates carnivores) ou se nourrissent du sang des vertébrés (N. d. T. ce sont des hématophages).

## *Structure externe et locomotion*

Les sangsues n'ont pas de parapodes ni d'appendices céphaliques. Les soies sont absentes chez la plupart d'entre elles. Chez quelques

espèces, toutefois, elles sont présentes au niveau des segments antérieurs. Les sangsues sont aplaties dorso-ventralement et effilées antérieurement. Leur corps comprend 34 segments, mais la métamérie est difficile à distinguer extérieurement, car masquée par des divisions secondaires. Chaque vrai segment est subdivisé en anneaux. Les segments antérieurs et postérieurs sont souvent modifiés en ventouses (Figure 12.15).

Les modifications dans la musculature pariétale et dans l'organisation du cœlome influencent les modalités de la locomotion de la sangsue. L'agencement de la musculature est plus complexe que chez les autres annélides. Une couche de muscles obliques se situe entre les muscles circulaires et longitudinaux. De plus, des muscles dorso-ventraux sont responsables de l'aplatissement du corps. Le cœlome a perdu son organisation métamérique. Les septa ont disparu et le tissu conjonctif a envahi le cœlome et le réduit à un système de sinus interconnectés.

Ces modifications altèrent les modes de locomotion. La sangsue ne peut utiliser, comme les autres annélides, des compartiments cœlomiques indépendants. Elle fonctionne avec une cavité hydrostatique simple qu'elle met à profit dans un mode de locomotion par bonds et culbutes. La Figure 12.16 en décrit le mécanisme. Les sangsues pratiquent également la nage par ondulations du corps.

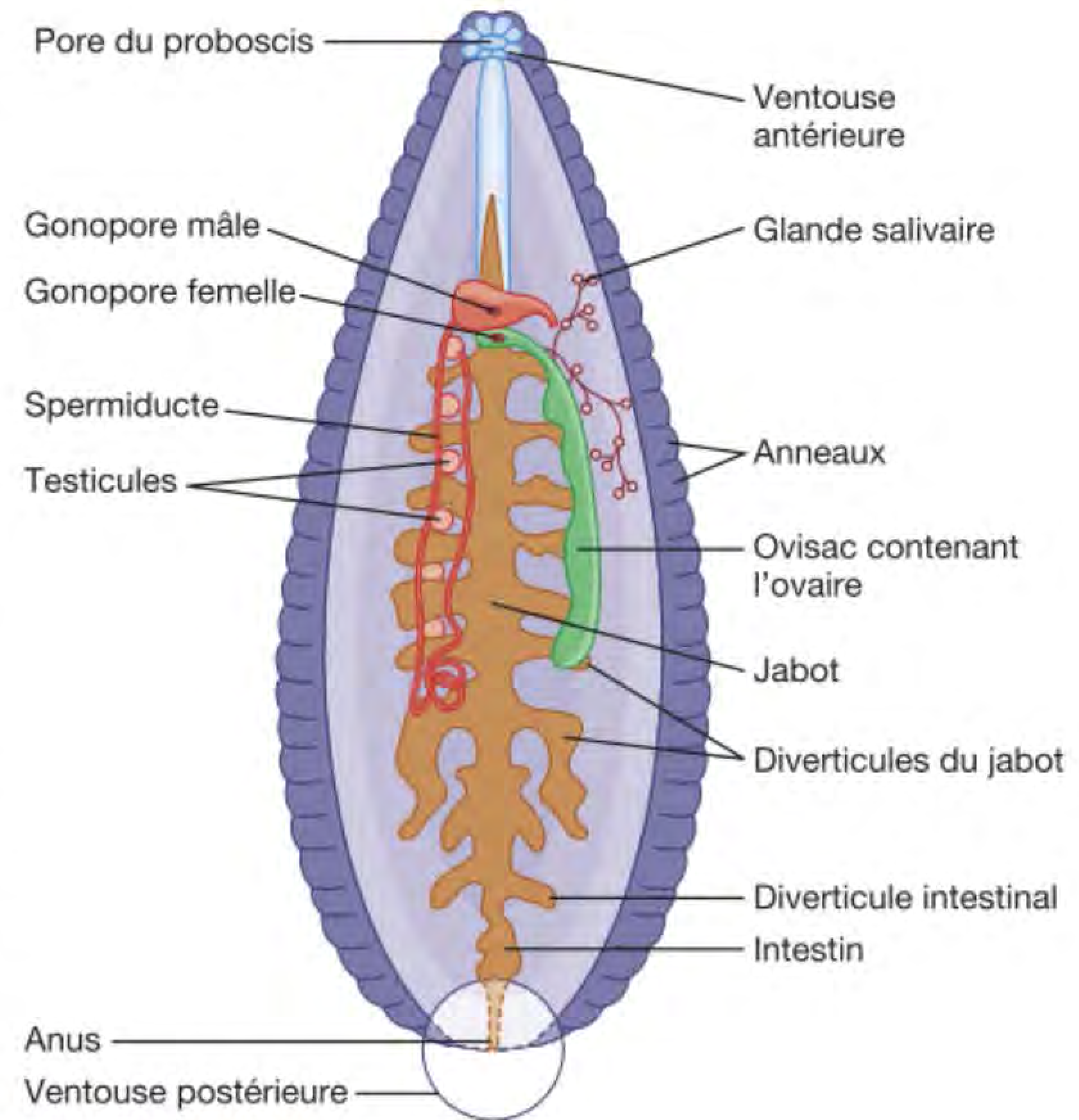



**FIGURE 12.15**

**Structure interne d'une sangsue.** Les annuli subdivisent chaque segment vrai. Le cœlome n'est pas subdivisé par des septa.

## *Nutrition et système digestif*

Beaucoup de sangsues se nourrissent d'invertébrés, de leurs fluides corporels ou des animaux entiers. Certaines pompent le sang des vertébrés, de l'homme notamment. Elles sont parfois considérées comme des parasites, mais l'association avec l'hôte est de courte durée. Décrire leur comportement comme celui de prédateurs est plus approprié. Par ailleurs les sangsues ne sont pas spécifiques d'espèces, comme le sont beaucoup de parasites. (Elles sont toutefois spécifiques de classes. Une sangsue qui a pour proies des tortues, par exemple, attaquera également des alligators, mais pas des poissons ou des amphibiens.)

La bouche s'ouvre au milieu de la ventouse antérieure. Chez certaines espèces, la région antérieure du tractus digestif est transformée en une trompe protrusible, bordée intérieurement et extérieurement par une cuticule. Chez d'autres, la bouche est armée de trois mâchoires chitineuses (N. d. T. cas des sangsues gnathobdelles dont le plus bel exemple est la sangsue médicinale *Hirudo medicinalis*). Pendant la prise de nourriture la sangsue est fixée à la proie par sa ventouse antérieure et, soit enfonce sa trompe, soit taillade les tissus avec les mâchoires. Les glandes salivaires sécrètent un anticoagulant connu sous le nom d'hirudine.

Derrière la bouche, le pharynx, très muscularisé, pompe les fluides de la proie. L'œsophage, qui fait suite, aboutit dans un estomac de grande taille pourvu de caeca latéraux. Beaucoup de sangsues ingèrent des quantités importantes de sang ou d'autres fluides qu'elles emmagasinent dans l'estomac et les caeca, doublant ainsi leur poids, voire le multipliant par dix. Après un tel repas, la sangsue peut tolérer un jeûne prolongé de plusieurs mois. Le tube digestif se termine par un court intestin et l'anus (*voir Figure 12.15*).

## *Échanges gazeux et circulation*

Les échanges gazeux se réalisent au travers de la paroi du corps. L'appareil circulatoire de certaines sangsues correspond au plan d'organisation de base des annélides, mais, chez la plupart, il est très modifié et les sinus cœlomiques remplacent les vaisseaux sanguins. Le liquide cœlomique remplit la fonction du sang et, à l'exception de deux ordres, les pigments respiratoires sont absents.

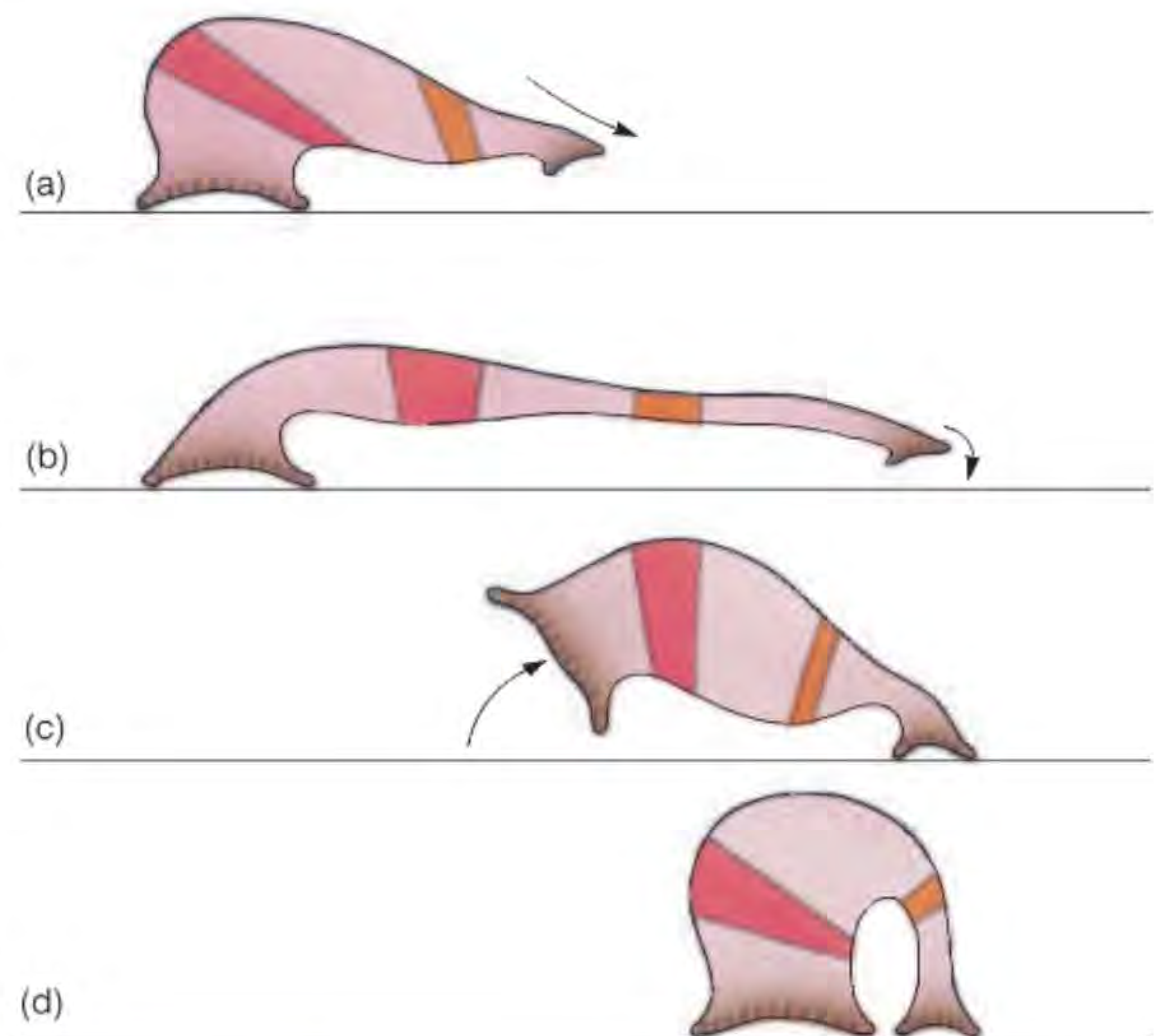



**FIGURE 12.16**

**Locomotion de la sangsue.** (*a*, *b*) L'attachement de la ventouse postérieure provoque la libération réflexe de la ventouse antérieure, la contraction des muscles circulaires et la relaxation des muscles longitudinaux. Cette activité musculaire comprime les fluides dans l'unique compartiment hydrostatique et la sangsue s'allonge. (*c*, *d*) L'attachement de la ventouse antérieure provoque le détachement réflexe de la ventouse postérieure, la relaxation des muscles circulaires et la contraction des muscles longitudinaux entraînant un afflux de fluides corporels dans le diamètre de la sangsue. Elle se raccourcit et la ventouse postérieure se fixe à nouveau. *De « A LIFE OF INVERTEBRATES » © 1979 W. D. Russell-Hunter.*



## Comment connaissons-nous le mode de nutrition de la sangsue médicinale *Hirudo medicinalis* ?

La sangsue médicinale utilise à la fois la température et les sens chimiques pour détecter la proie et engager une réponse alimentaire. Une telle réponse implique une série de comportements stéréotypés qui inclut exploration, fixation, morsure et ingestion. Elliot (1986) trouva qu'un sac perméable rempli d'eau chaude à 38 °C provoquait l'exploration, mais aucun autre comportement. Une mixture artificielle de sang chauffée contenant des composants moléculaires de petite taille du sang provoquait la séquence complète de comportements. L'élimination de NaCL ou de l'arginine de cette mixture empêchait les trois dernières réponses. Un sac renfermant une solution chauffée de NaCL et d'arginine initiait toutes les réponses. L'ablation chirurgicale de la région de la lèvre antérieure inhibe toutes les réactions. Chez les animaux de contrôle, l'ablation d'autres régions du corps de la sangsue n'a aucune conséquence sur le comportement. (Présence donc de chémorécepteurs labiaux N. d. T.).

Elliott, E.J. (1986). Chemosensory stimuli in feeding behavior of the leech *Hirudo medicinalis, Journal of Comparative Physiology* 159 (3): 391-401.

### *Fonctions nerveuse et sensorielle*

Le système nerveux des sangsues est organisé de la même façon que celui des autres annélides. Les deux cordons ou connectifs de la chaîne nerveuse sont distincts, mais les ganglions segmentaires sont fusionnés. Les ganglions supra et sous-pharyngiens et les connectifs péripharyngiens sont fusionnés en un collier nerveux qui entourent le pharynx. Les ganglions de l'extrémité postérieure du corps sont également fusionnés.

Des types variés d'organes sensoriels épidermiques sont largement distribués sur toute la surface du corps. La plupart des sangsues ont des cellules photoréceptrices regroupées dans des cupules pigmentaires (de 2 à 10) le long de la face dorsale des segments antérieurs. Dans les conditions normales, les sangsues sont douées de phototropisme négatif mais, lorsqu'elles cherchent la nourriture, certaines d'entre elles modifient leur comportement, deviennent phototropes positives, ce qui augmente les chances de croiser une proie qui passe à proximité.

*Hirudo medicinalis*, la sangsue médicinale, est sensible à la température et détecte ainsi les proies mammaliennes par la température élevée de leur corps. D'autres sangsues sont attirées par des extraits de tissus provenant de proies.

Toutes les sangsues ont des cellules sensorielles pourvues de soies terminales et disposées sur une rangée dans l'anneau médian de chaque métamère. Ces cellules portent encore le nom de papilles sensorielles. Leur fonction précise est incertaine, mais leur présence et leur nombre constituent des caractères taxonomiques importants.

### *Excrétion*

Les sangsues ont 10 à 17 paires de métanéphridies : une par segment dans la région moyenne du corps. Elles sont profondément modifiées et, en plus du néphrostome et du tubule, possèdent une capsule qui pourrait être impliquée dans la production du liquide cœlomique. Le tissu chloragogène est très abondant.

### *Reproduction et développement*

Les sangsues se reproduisent exclusivement par voie sexuée et sont monoïques. La reproduction asexuée est exclue et les sangsues n'ont pas la faculté de régénérer. Elles ont deux ovaires et quatre ou plus de testicules. Elles ont un clitellum qui couvre trois segments. Le clitellum n'est présent qu'au printemps, en période de reproduction.

Le transfert des spermatozoïdes et le dépôt des œufs s'effectuent comme chez les oligochètes. Le transfert met généralement en jeu un pénis, mais quelques sangsues procèdent par imprégnation hypodermique en implantant un spermatophore dans le tégument du partenaire. Un tissu sous-tégumentaire particulier est connecté aux ovaires par de courts conduits. Les cocons sont déposés dans le sol ou fixés sur des objets dans l'eau. Il n'y a pas de stade larvaire et la progéniture est mature le printemps suivant.

### Synthèse de la section 12.3

Les membres de la classe des Clitellates comprennent les vers de terre et les formes apparentées (sous-classe des Oligochètes) et les sangsues (sous-classe des Hirudinés). Ils n'ont pas de parapodes, ni de soies ou en ont très peu et possèdent un clitellum. Les oligochètes utilisent les muscles pariétaux pour fouir et ramper, ont un comportement alimentaire de nécrophages, possèdent un système circulatoire clos, un système nerveux ventral et assurent l'excrétion au moyen de métanéphridies. La reproduction sexuée comporte un échange mutuel de spermatozoïdes entre partenaires monoïques. Le développement, direct, se déroule à l'intérieur de cocons. Les sangsues ont une paroi secondairement divisée en anneaux, une musculature complexe et le cœlome n'est pas cloisonné par des septa. Les sangsues sont des prédateurs dont les fonctions internes sont similaires à celles des oligochètes.

***Qu'est-ce qu'un parasite (voir Chapitres 6 et 8) ? Pourquoi est-il plus correct de considérer les sangsues comme des prédateurs plutôt que comme des parasites ?***

## 12.4 Considérations phylogénétiques supplémentaires

### Compétence à acquérir

1. Formuler une conversation entre un taxonomiste moderne et un, travaillant il y a une centaine d'années, sur leurs façons de percevoir la taxonomie des annélides.

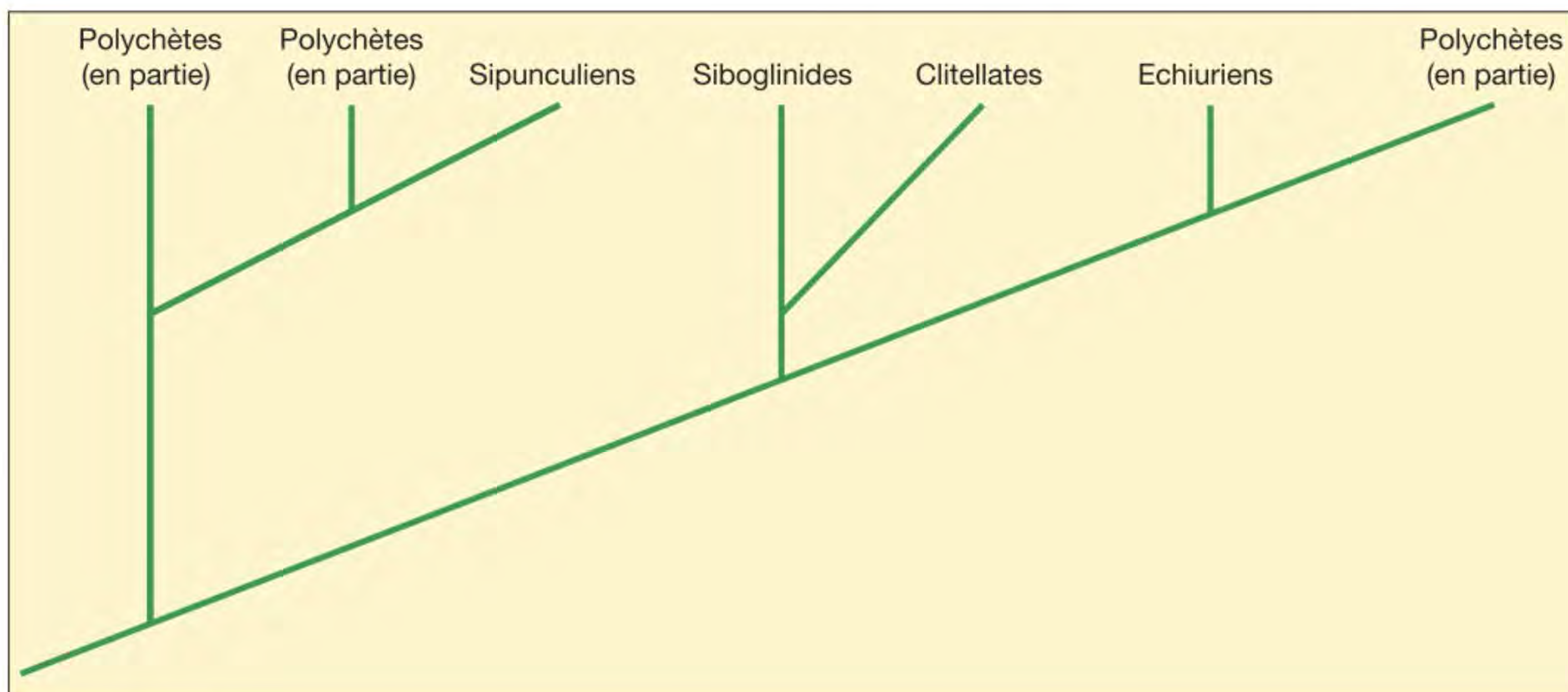



**FIGURE 12.17**

**Phylogénie des Annélides.** Cette phylogénie moléculaire donne une interprétation des relations au sein des annélides. Elle considère les « Polychètes » comme un groupe paraphylétique et les Clitellates (Oligochètes et Hirudinés) ainsi que les échiuriens, les siboglinidés (pogonophores) et les sipunculiens comme des groupes nichés à l'intérieur des polychètes. L'intégration des sipuncles dans les Annélides est controversée, mais supportée par un ensemble important de preuves. *Cette phylogénie est extraite de Stuck, T. H. et al. (2007), « Annelid Phylogeny and the Status of Sipuncula et Echiura »* BMC Evolutionary Biology 7:57, *http://www.biomedcentral.com/1471-2148-7-57.*

La taxonomie des Annélides fait l'objet de recherches intenses. La classification originale des Annélides remonte à Jean Baptiste Lamarck (1809) qui créa le taxon. Il reconnaissait des similitudes entre oligochètes et polychètes, mais les sangsues ont été exclues du groupe jusque vers le milieu de 1800. Depuis, les études se sont attachées à établir les relations à l'intérieur du phylum et entre celui-ci et les autres phyla. Elles ont abouti à des interprétations radicalement différentes et parfois conflictuelles concernant la phylogénie des annélides. Les études actuelles affirment la monophylie des Annélides. A l'intérieur des Annélides, les Polychètes apparaissent comme un groupe paraphylétique (Figure 12.17). D'autres lignages, les clitellates notamment, ont le même statut phylogénétique. De plus, trois autres groupes, placés auparavant dans des phyla séparés, sont maintenant inclus dans les annélides « polychètes ».



**FIGURE 12.18**

**Echiuriens.** Les échiuriens furent initialement placés dans les annélides et, plus tard, isolés dans un phylum à part. Ils sont maintenant considérés à nouveau comme des annélides. La photographie montre le proboscis d'un échiurien s'allongeant hors de la galerie.

Les Echiuriens (vers cuillères), dont on connaît 130 espèces, sont des animaux marins fouisseurs de vase ou de sable, à faible profondeur, répartis un peu partout à travers le monde (N. d. T. si les zones côtières, les zones de balancement des marées sont privilégiées, certains échiuriens sont abyssaux). Certains vivent protégés dans les interstices des rochers. Leur corps est recouvert d'une cuticule très fine. Les animaux restent donc dans les galeries ou dans les interstices même pour se nourrir (Figure 12.18). Un échiurien se nourrit en ramassant les particules organiques d'origine animale ou végétale au moyen de sa trompe en forme de spatule (d'où leur nom). Les individus ont de 15 à 50 cm de long, mais peuvent atteindre plus de 2 m une fois la trompe allongée.

Les Siboglinides (vers à barbe) comptent environ 120 espèces de vers marins vivant dans des tubes (Figure 12.19). Initialement classés dans le phylum des Pogonophores, les membres de ce groupe font maintenant partie des annélides polychètes, de la famille des Siboglinidés. Leurs tubes sont enfoncés dans des sédiments marins meubles des eaux profondes (plus de 100 m), froides, et pauvres en matières nutritives. Les siboglinides n'ont ni bouche, ni tube digestif. La prise de nutriments se fait via la cuticule externe ou par des bactéries endosymbiotiques localisées dans la partie postérieure de leur corps (trophosome). Ces bactéries assimilent le dioxyde de carbone dans des composés organiques qu'elles utilisent ainsi que leur hôte.

Les Sipunculiens (vers cacahuètes) sont des vers fouisseurs dont on connaît environ 350 espèces trouvées dans tous les océans à travers le monde. Ils vivent dans la vase, le sable ou tout endroit où ils peuvent se retirer pour se protéger. Leur nom tient à la forme de cacahuète qu'ils adoptent en se rétractant lorsqu'ils sont dérangés. La portion antérieure du corps ou introvert est extensible et, à son extrémité, se trouve la bouche entourée d'une couronne de



**FIGURE 12.19**

**Siboglinides.** Les siboglinides étaient initialement considérés comme représentatifs d'un phylum à part, celui des Pogonophores. Les siboglinides rouges géants, du genre *Riftia*, sont montrés ici à l'intérieur de leurs tubes.

tentacules utilisée pour la prise de nourriture. La taille des sipunculiens varie de 2 mm à 75 cm (Figure 12.20). Le fait de placer les sipunculiens dans les annélides est encore controversé, mais les arguments en sa faveur sont de plus en plus nombreux.

Ni les échiuriens, ni les sipunculiens ne sont segmentés et la métamérisation des siboglinides est très modifiée. Si l'on admet que la segmentation est une caractéristique ancestrale des Annélides, alors elle a été perdue ou modifiée indépendamment dans ces trois groupes.

On pense que les clitellates ont évolué à partir d'un groupe de polychètes qui aurait envahi le milieu dulcicole. Quelques espèces de polychètes d'eau douces sont encore présentes actuellement. La colonisation de ce milieu a requis la capacité de réguler le contenu en eau et sels minéraux des fluides corporels. De plus, un développement direct à l'intérieur d'un cocon plutôt qu'un stade larvaire libre et nageur a permis l'invasion des environnements terrestres.



**FIGURE 12.20**

**Les sipuncles.** Les sipuncles sont trouvés dans tous les océans et mers du monde, où ils vivent dans la vase, le sable et les creux des rochers. *Themiste pyroides* est montré ici. Il est présent dans les substrats des océans tempérés à des profondeurs comprises entre 0 et 36 m.

C'est durant le Crétacé, il y a approximativement 100 ma, que les oligochètes ont envahi les milieux terrestres humides. Cette période correspond au climax des reptiles terrestres géants mais, plus important, vit la prolifération des plantes à fleurs. La dépendance des oligochètes modernes à la végétation à feuilles caduques peut être retracée jusqu'à leurs ancêtres qui exploitaient cette ressource alimentaire. Quelques oligochètes envahirent secondairement les environnements marins. Parmi les premiers oligochètes d'eau douce se trouvent les ancêtres des sangsues. Comme les oligochètes, certaines colonisèrent les habitats marins et terrestres, à partir des eaux douces.

## Synthèse de la section 12.4

Les Annélides constituent un groupe monophylétique, mais la classe traditionnelle des Polychètes, la plus importante, est paraphylétique. Les Clitellates ainsi que des vers initialement placés dans des phyla distincts (Siboglinidés, Echiuriens et, peut-être, Sipunculiens) sont maintenant inclus dans les polychètes.

***Certains zoologistes proposent que le nom de classe « Polychètes » soit abandonné. Pourquoi ?***

# Résumé

**12.1 Perspective évolutive**

L'origine des Annélides est largement inconnue. Les études récentes réunissent les annélides avec les mollusques et d'autres phyla dans le clade des Lophotrochozoaires. Cette interprétation sépare les annélides des arthropodes. La métamérie est le caractère qui définit les annélides.

L'organisation métamérique assure une utilisation efficace de compartiments cœlomiques indépendants comme squelette hydrostatique pour le support et le mouvement. Cette organisation, enfin, atténue l'impact des blessures et rend possible la tagmatisation.

**12.2 Classe des Polychètes**

Les membres de cette classe sont principalement marins et possèdent des parapodes pourvus de nombreuses soies. La locomotion repose sur l'antagonisme des muscles longitudinaux des côtés opposés du corps, dont la contraction crée des vagues ondulatoires qui parcourent la paroi du corps et permet aux parapodes d'agir sur le substrat.

Les polychètes sont, soit, des prédateurs, des herbivores, des nécrophages ou des filtreurs.

Le système nerveux des polychètes comprend habituellement une paire de ganglions supra-pharyngiens, de ganglions sous-pharyngiens et d'une chaîne nerveuse ventrale double qui court tout le long du corps.

Les polychètes ont un système circulatoire clos. Des pigments respiratoires, dissous dans le plasma, transportent l'oxygène.

L'excrétion est assurée par des structures spécialisées, protonéphridies ou métanéphridies.

Les polychètes, dans leur grande majorité, sont dioïques et les gonades se développent à partir de l'épithélium cœlomique. La fécondation est généralement externe. L'épitoquie intervient chez certaines espèces.

Le développement produit généralement une larve trochophore planctonique qui bourgeonne des segments en avant de l'anus.

**12.3 Classe des Clitellates**

Elle inclut les vers de terre et les formes apparentées (sous-classe des Oligochètes) et les sangsues (sous-classe des Hirudinés). Ils possèdent un clitellum qui intervient dans la formation du cocon, sont monoïques, ont un développement direct, et ont peu ou pas de soies.

La sous-classe des Oligochètes comprend des formes d'eau douce et terrestres. Ils possèdent peu de soies, n'ont pas de tête bien individualisée et sont dépourvus de parapodes.

Les oligochètes sont des nécrophages qui se nourrissent de matière végétale morte et en décomposition.

Leur tube digestif est tubulaire et rectiligne, souvent modifié pour stocker ou broyer la nourriture et pour augmenter la surface et optimiser sécrétion et absorption.

Excrétion et osmorégulation (équilibre ionique et hydrique) sont assurées par des métanéphridies. Le tissu chloragogène est le site de synthèse de l'urée à partir du métabolisme protéique, mais également le lieu de stockage de réserves énergétiques sous forme de glycogène et de lipides.

Les oligochètes sont monoïques et échangent des spermatozoïdes au cours d'une copulation.

Les membres de la sous-classe des Hirudinés sont les sangsues. Un arrangement complexe des muscles de la paroi et la perte des septa intersegmentaires retentissent sur les modes de locomotion.

Les sangsues sont des prédateurs qui se nourrissent des fluides corporels ou d'animaux invertébrés entiers et du sang des vertébrés.

Les sangsues sont monoïques ; reproduction et développement procèdent comme chez les oligochètes.

**12.4 Considérations phylogénétiques supplémentaires**

Les études taxonomiques affirment la monophylie des Annélides. A l'intérieur des Annélides, les « Polychètes » paraissent constituer un groupe paraphylétique qui inclut les vers marins, les clitellates et trois groupes préalablement placés dans des phyla séparés : les échiruriens, les siboglinides et, peut-être, les sipunculiens. Les oligochètes et les sangsues dériveraient de groupe de polychètes d'eau douce.

## Questions de révision sur les concepts

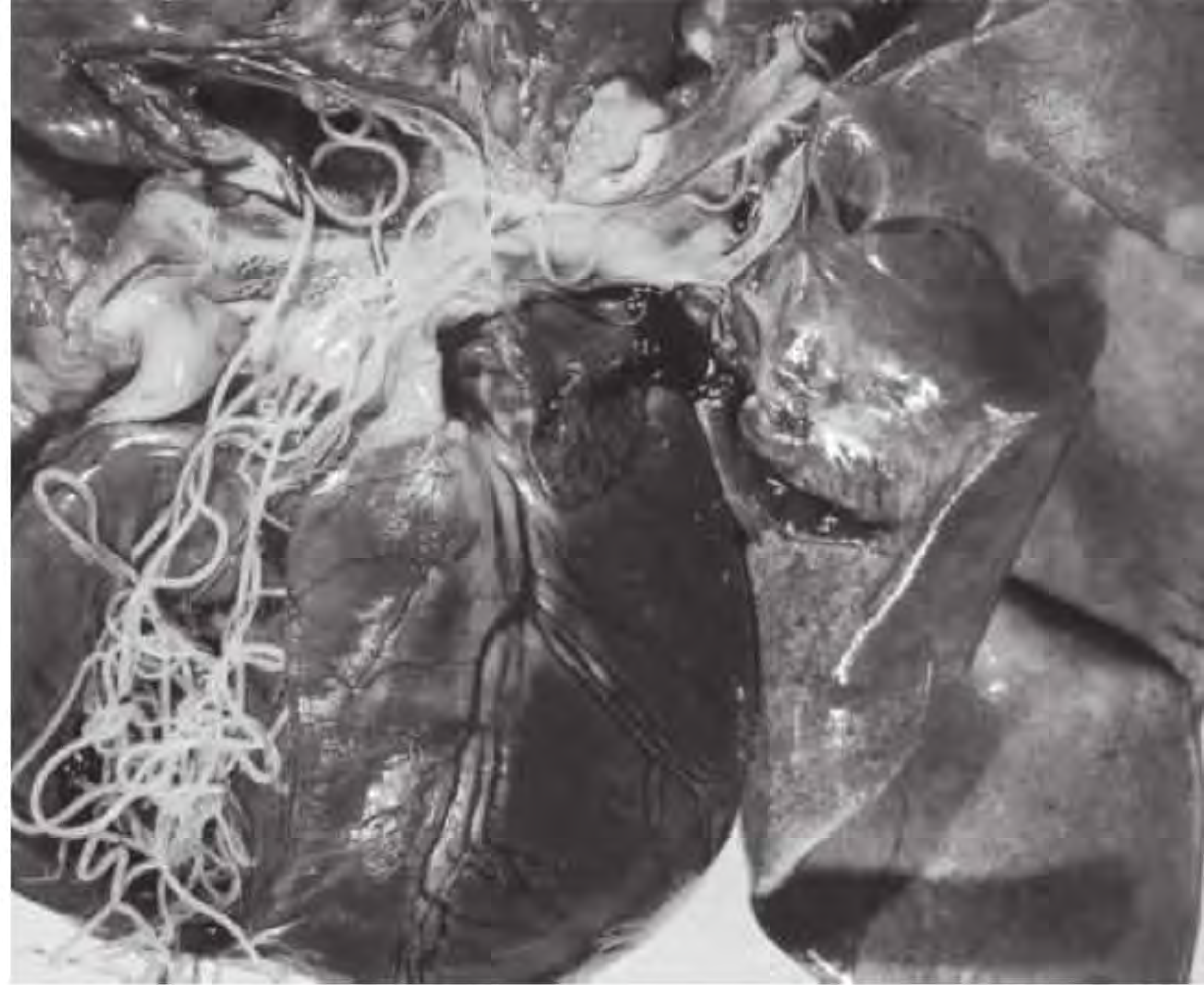
1. Des faits confirment que
   a. Les Annélides constituent un groupe monophylétique, mais les relations évolutives à l'intérieur du groupe ne sont pas comprises.
   b. Les Annélides constituent un groupe paraphylétique.
   c. Les Annélides sont un groupe monophylétique et ses deux classes (Polychètes et Clitellates) appartiennent à deux lignages clairement séparés.
   d. Les Annélides constituent un groupe polyphylétique et le nom ne devrait pas être employé pour désigner un phylum.
2. Laquelle de ces affirmations concernant la métamérie est exacte ?
   a. Elle est apparue une seule fois au cours de l'évolution animale.
   b. Elle n'est présente que chez les Annélides et les Chordés.
   c. Elle permet une diversité de fonctions de locomotion et de support que les animaux non métamérisés ne peuvent assurer.
   d. Son principal désavantage est qu'elle accroît la possibilité qu'une blessure entraîne la mort del'animal.
3. Laquelle des affirmations suivantes concernant les polychètes est correcte ?
   a. Ils ont un appareil circulatoire ouvert.
   b. Leur chaîne nerveuse dorsale débute antérieurement par des ganglions supra-pharyngiens.
   c. Les échanges gazeux se réalisent principalement par diffusion au travers de la paroi du corps et des parapodes. Quelques polychètes ont des branchies parapodiales.
   d. La plupart des polychètes adultes utilisent des protonéphridies comme organes de l'excrétion.
4. Comme pour beaucoup de mollusques, le développement des polychètes implique un stade larvaire ______
   a. véligère
   b. trochophore
   c. glochidium
   d. planula
5. Après avoir été évacué de(s) ______ d'un ver de terre, le sperme est temporairement stocké dans ______ d'un autre ver.
   a. tissu chloragogène ; néphridie
   b. vésicules séminales ; réceptacles séminaux
   c. testicules ; ovaires
   d. vésicules séminales ; cœlome

## Questions d'analyse et d'application

1. Faites la distinction entre la protonéphridie et la métanéphridie. Quelle est la classe d'annélides dont les membres peuvent avoir des protonéphridies. Quel est l'autre phylum que vous avez étudié dont les membres ont des protonéphridies ? Pensez-vous que les métanéphridies sont plus utiles à un animal cœlomate qu'à un accœlomate ? Expliquez.
2. Chez quels groupes d'annélides les cloisons intersegmentaires ont disparu ? Quels avantages cette perte a conféré à chacun d'eux ?
3. Quelles différences attendez-vous quant au fonctionnement des néphridies des annélides d'eau douce et d'eau de mer ?
4. Quelques polychètes ont envahi les eaux douces. Quelle explication raisonnable proposeriez-vous à cet état de fait ?

# 13

# Le plan d'organisation pseudocœlomate : les aschelminthes (phyla de Lophotrochozoaires et d'Ecdysozoaires)



## Plan du chapitre



## 13.1 Perspective évolutive

### Compétences à acquérir

1. Faire la différence entre les deux hypothèses qui expliquent l'évolution des Aschelminthes.
2. Décrire la caractéristique qui unifie les Ecdysozoaires.

Les sept différents phyla regroupés par convenance dans les **aschelminthes** (Gr. *askos*, vessie + *helmins*, ver) sont des animaux très divers (*voir Aperçus évolutifs Que sont les vers p. 234*). Leurs affinités phylogénétiques sont obscures et les séries de fossiles maigres. Deux hypothèses ont été proposées pour interpréter leur phylogénie. La plus ancienne soutient que ces phyla sont reliés entre eux sur la base des structures suivantes : un pseudocœlome, une cuticule, un pharynx musculaire et des glandes adhésives. L'hypothèse la plus récente soutient au contraire que ces phyla, très variés, ne sont pas reliés les uns aux autres. Les aschleminthes seraient donc polyphylétiques. L'absence d'un seul caractère présent dans tous les groupes suggère fortement une évolution indépendante de chaque phylum. Les similarités entre les aschelminthes actuels résulteraient simplement d'une évolution convergente avec adaptation d'animaux aussi divers à des conditions environnementales similaires.

La phylogénie correcte devrait se situer entre ces deux hypothèses. Sur la base du peu de caractères anatomiques et physiologiques qu'ils partagent, ces phyla sont vraisemblablement distants les uns des autres (Figure 13.1, 13.2). Une évolution convergente vraie a aussi mis en place quelques similarités analogues visibles, mais chaque phylum a probablement dérivé d'un ancêtre acœlomate commun puis a rapidement divergé (Figure 13.3). L'ancêtre a pu être un turbellarié acœlomate, cilié, primitif (*voir Figure 10.5a*).

Les analyses cladistiques récentes portant sur les caractères morphologiques et les séquences de gènes suggèrent que les aschelminthes qui renouvellent leur cuticule par mues sont plus étroitement apparentés aux arthropodes qu'aux autres aschelminthes. Il a donc été proposé de rassembler Arthropodes, Nématodes, Nématomorphes, Kinorhynques, Loricifères et Priapulides dans l'ensemble des Ecdysozoaires (« animaux qui muent », du Gr. *ekdysis*, rejetter, sortir + *zoa*, animal) et ceux qui ne muent pas (Rotifères et Acanthocéphales) dans celui des Lophotrochozoaires (Gr. *lophos*, crête ou tuf ? + *trochiskos*, petite roue + *zoa*, animal).

### Synthèse de la section 13.1

Deux hypothèses tentent d'expliquer les relations entre aschelminthes. La plus ancienne soutient des relations de parenté qui reposent sur la présence d'un pseudocœlome, d'une cuticule, d'un pharynx musculaire et de glandes adhésives. L'hypothèse la plus récente considère le groupe comme polyphylétique. Ecdysozoaires et Lophotrochozoaires se distinguent par le fait que les premiers renouvellent leur cuticule à l'occasion d'un phénomène de mue alors que les autres non.



**FIGURE 13.1**

**Caractéristiques des vers ronds : Une cavité corporelle remplie d'un fluide et un système digestif complet.** Les espèces d'*Ascaris* habitent l'intestin du porc et de l'homme. Les vers mâles ont 15 à 31 cm de long et sont plus petits que les femelles (20 à 35 cm de long). Les mâles ont aussi une extrémité postérieure recourbée.

***Qu'est-ce qui suggère fortement que chacun des sept phyla traités dans ce chapitre a eu une évolution indépendante ?***

## 13.2 Caractéristiques générales

### Compétence à acquérir

1. Décrire l'eutélie.
2. Décrire le caractère distinctif des pseudocœlomates.

Les aschelminthes représentent le premier ensemble d'animaux qui possèdent une cavité corporelle distincte, mais qui n'a pas de limites péritonéales ni de mésentères comme chez animaux plus évolués (les annélides, par exemple, chapitre précédent N. d. T.). La conséquence en est que les organes internes (viscères) sont libres dans la cavité. Cette cavité porte le nom de pseudocœlome ou **pseudocœle** (*voir Figure 7.11b*). Les animaux qui la renferment sont des **pseudocœlomates**. Le pseudocœlome est souvent rempli d'un fluide ou peut contenir une substance gélatineuse avec des cellules mésenchymateuses. Elle joue plusieurs rôles et participe à la circulation, à la digestion et constitue un squelette hydrostatique interne impliqué dans la locomotion.

La plupart des aschelminthes (à l'exception des acanthocéphales et des nématomorphes) ont un tube digestif tubulaire complet qui s'étend de la bouche (antérieure) à l'anus (postérieur). Un tube digestif à deux ouvertures a été signalé la première fois chez les némertiens (*voir Figure 10.21*) et caractérise pratiquement tous les animaux supérieurs. Comme cela a déjà été indiqué (voir Ch. 10, section 10.4 N. d. T.) une telle organisation assure une progression séquencée, continue et orientée antéro-postérieurement de la fragmentation mécanique de la nourriture, de la digestion, de l'absorption et de la formation des fèces. C'est une avancée évolutive par rapport aux tubes digestifs aveugles, à une extrémité. Beaucoup d'aschelminthes ont également un pharynx spécialisé musculaire bien adapté à la fonction de nutrition.

Les aschelminthes, pour la plupart d'entre eux, sont eutéliques (Gr. *euteia*, économie, épargne), c'est-à-dire ont un nombre constant de cellules (ou de noyaux dans les syncytia) à la fois à l'échelle de l'organisme entier et de chacun de ses organes pour une espèce donnée. Par exemple, le nombre de cellules somatiques de tous les nématodes adultes de l'espèce *Caenorhabditis elegans* est de 959 avec 80 cellules constituant le pharynx.

La plupart des aschelminthes sont microscopiques, mais quelques-uns peuvent atteindre la taille d'un mètre de long. Ils ont une symétrie bilatérale, ne sont pas segmentés, sont triblastiques et ont une section transversale cylindrique (vers ronds). Leur système osmorégulateur est de type protonéphridien (*voir Figure 10.7*). Il est mieux développé chez les formes d'eau douce qui ont des contraintes plus importantes. Les systèmes circulatoires et respiratoires sont absents. Une certaine céphalisation est évidente, avec une extrémité antérieure renfermant un cerveau primitif, des organes sensoriels et une bouche. En grande majorité, ils sont dioïques. Les appareils reproducteurs sont relativement peu complexes ; les cycles de vie sont généralement simples sauf pour ceux qui mènent une vie parasitaire. Le tégument est généralement dépourvu de cils, mais recouvert par une cuticule, fine et résistante. La **cuticule** (L. *cutis*, peau) peut porter des épines, des écailles ou d'autres types d'ornementation qui protègent l'animal et qui sont très utiles pour les taxonomistes. Certains aschelminthes (membres du superphylum des Ecdysozoaires) renouvellent leur cuticule et perdent la vieille cuticule au cours du phénomène de **mue** ou **ecdysis** pour croître. Sous la cuticule est un épiderme syncytial qui la sécrète. Plusieurs couches de muscles longitudinaux sont disposées sous l'épiderme.

La plupart des aschelminthes sont des animaux dulcicoles et seuls quelques-uns sont marins. Les nématomorphes, les acanthocéphales et beaucoup de nématodes sont parasites. Les autres aschelminthes mènent une vie libre ; quelques rotifères sont coloniaux.

### Synthèse de la section 13.2

L'eutélie est le type d'organisation dans lequel le nombre de cellules d'un organisme et de chacun de ses organes est constant pour tous les individus d'une espèce donnée. Les pseudocœlomates ont une cavité remplie de liquide et bordée, d'un côté par l'endoderme, de l'autre par le mésoderme (N. d. T. c'est une cavité périviscérale non incluse dans le mésoderme comme l'est un cœlome).

***Où vous attendez-vous à trouver les aschelminthes ?***

## 13.3 Les Aschelminthes qui ne muent pas (les phyla de Lophotrochozoaires)

### Compétences à acquérir

1. Décrire le caractère commun qui unifie les lophotrochozoaires.
2. Faire la relation entre la structure du proboscis d'acanthocéphale et sa fonction.

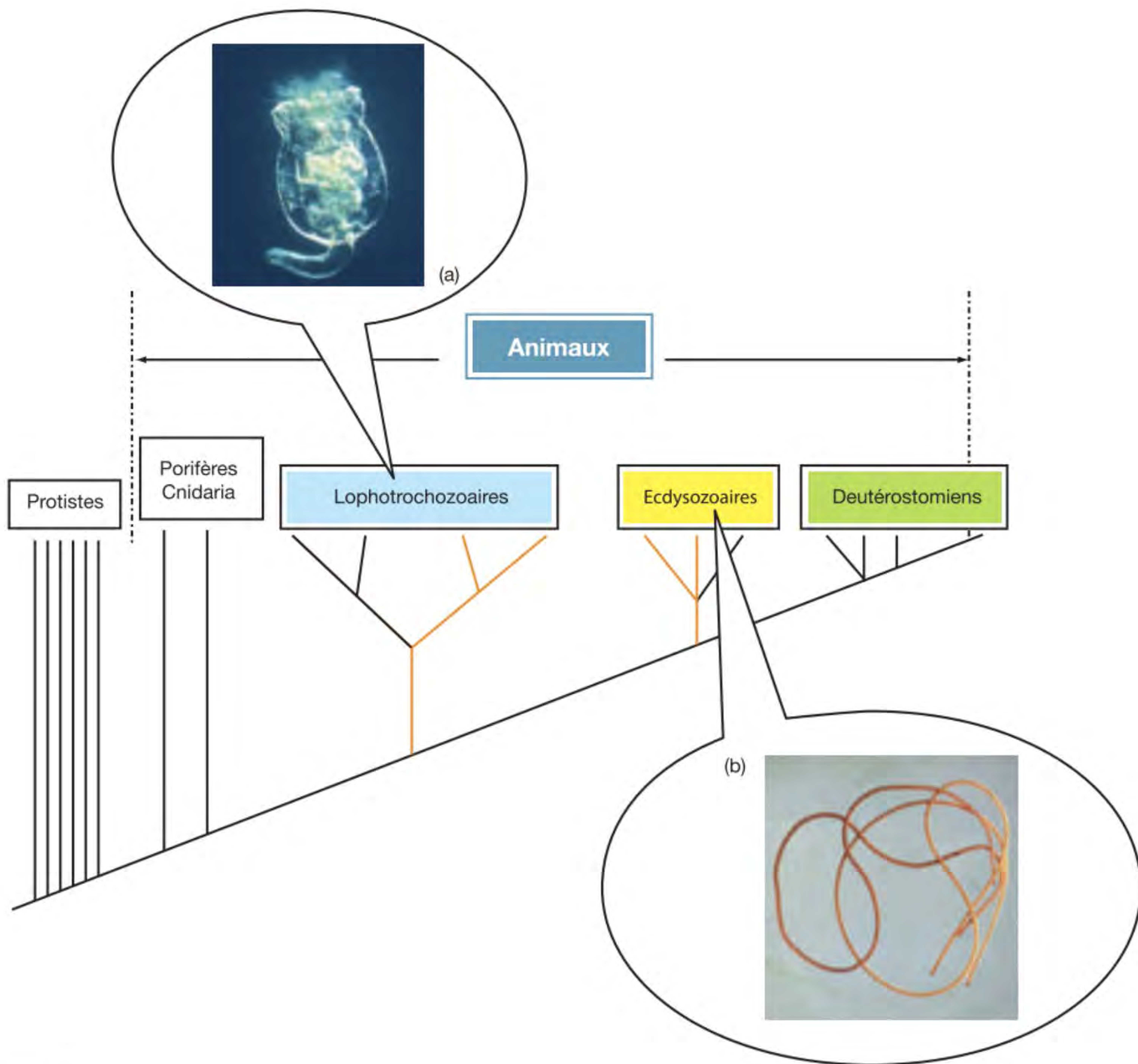



**FIGURE 13.2**

**Les phyla pseudocœlomates.** Une interprétation actuelle des lignages évolutifs majeurs et des lignées possibles de descendants des phyla pseudocœlomates (en orange). Des phylogénies moléculaires récentes suggèrent que les Nématodes et quelques autres phyla traités dans ce chapitre sont plus étroitement apparentés aux Arthropodes et font partie des Ecdysozoaires (Aschelminthes qui muent) et que les rotifères et les acanthocéphales sont des lophotrochozoaires (aschelminthes qui ne muent pas). (*Voir Figure 13.3*). (*a*) *Brachionus* est un représentant du phylum des Rotifères. (*b*) *Gordius*, un ver Gordien, est un membre du phylum des Nématomorphes.

Comme indiqué précédemment les aschelminthes qui ne muent pas (Rotifères et Acanthocéphales) sont placés parmi les Lophotrochozoaires. Cette position est basée sur les séquences du gène ribosomal 18S et la présence de structures impliquées dans la fonction de nutrition et de stades larvaires chez certains membres de ce groupe. Par exemple, ces animaux n'ont pas d'introvert ni de cuticule externe, mais ils partagent la présence d'une cuticule intracellulaire à l'intérieur de l'épiderme ainsi qu'un proboscis locomoteur et/ou adhésif. D'autres animaux de ce groupe sont traités dans les différents chapitres de ce livre incluant les annélides (vers segmentés) et les mollusques (bivalves, escargots et leurs apparentés).

Parce que les rotifères et les acanthocéphales sont étroitement apparentés, certains zoologistes ont récemment proposé qu'ils pourraient être inclus dans un phylum séparé appelé les Syndermata. D'autres zoologistes considèrent les acanthocéphales et les rotifères comme des groupes frères, dont les membres ont évolué dans des directions séparées à partir d'un ancêtre commun qui était ni un rotifère ni un acanthocéphale. Des études génomiques ultérieures devront éventuellement résoudre ce problème et apporter une solution.

## Phylum des Rotifères : les rotifères sont des pseudocœlomates à mâchoires, couronnes de cils et tractus digestif complet

Les rotifères (L. *rota*, roue + *fera*, porter) sont appelés ainsi, car ils sont pourvus d'un organe cilié caractéristique, la **corona** (Gr. *krowe*, couronne) formée de lobes situés sur la tête, autour de la bouche

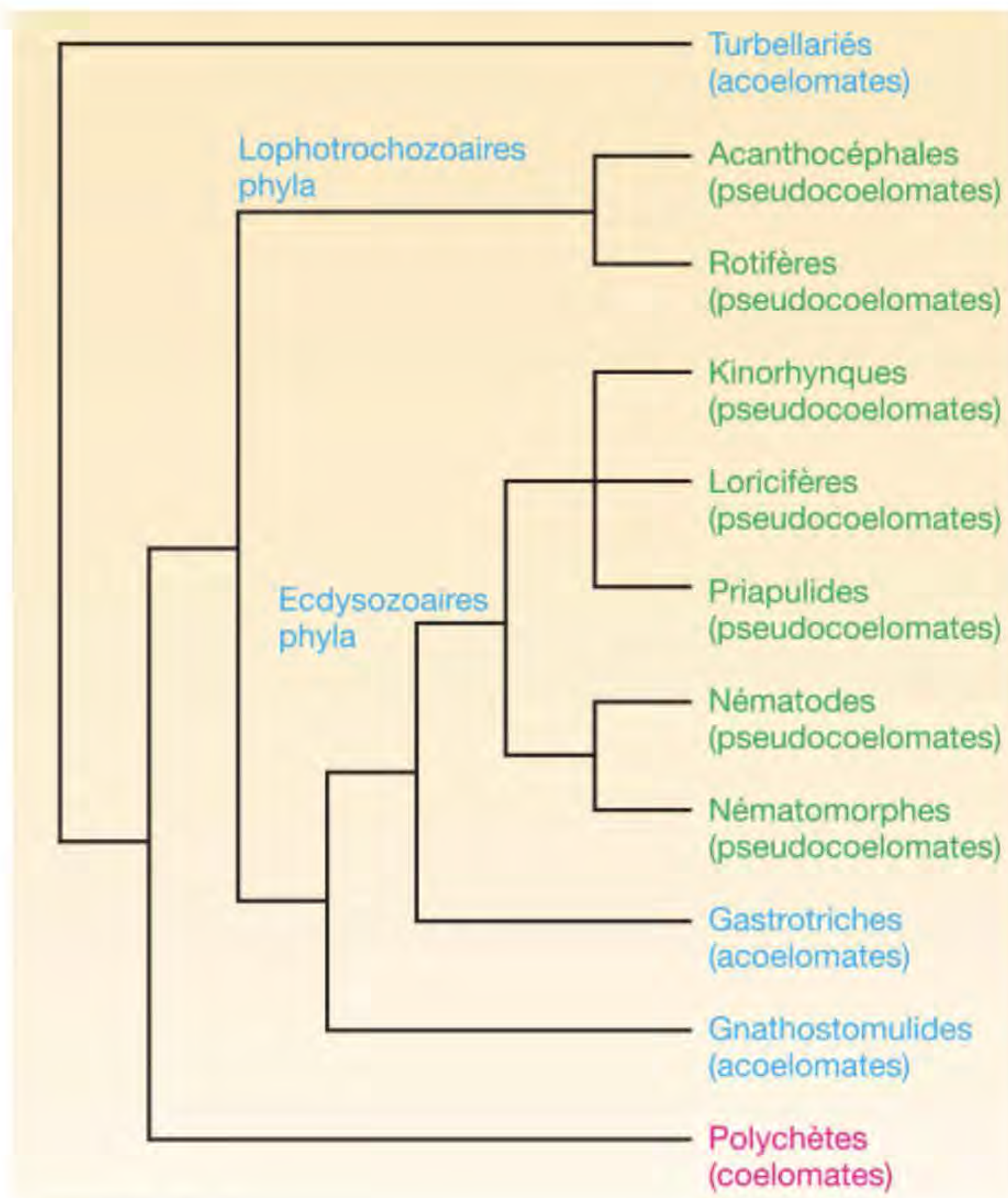



**FIGURE 13.3**

**Cladogramme des sept phyla de Pseudocœlomates (Aschelminthes).** Pour faire la comparaison, un cœlomate (Polychètes) et trois phyla d'accœlomates (Turbellariés, Gastrotriches et Gnathostimulides) sont inclus. Remarquez que dans ce cladogramme les Kinorhynques, les Loricifères et les Priapulides sont étroitement apparentés comme le sont les Acanthocéphales et les Rotifères ainsi que les Nématodes et les Nématomorphes. Les pseudocœlomates comprennent donc un clade mineur, Acanthocéphales + Rotifères et un clade plus important comprenant deux sous-clades, Loricifères + Priapulides + Kinorhynques et Nématodes + Nématomorphes. Le premier est défini par un épiderme syncytial, une lamina intracytoplasmique et des spermatozoïdes pourvus d'un flagelle antérieur. Le second est essentiellement caractérisé par une cuticule extracellulaire renouvelée par mues. Ce cladogramme consensus permet d'envisager, sans l'imposer, une origine polyphylétique du pseudocœlome. *Source : Données extraites de Robert L. Wallace, Claudia Ricci et Giulio Melone,* Invertebrate Biology, *1996, pp. 104-12. Imprimées avec la permission de Wiley-Blackwell.*

(Figure 13.4*a*) (cet organe porte encore le nom d'appareil rotateur N. d. T.). Il intervient dans la locomotion et dans la prise de nourriture. Les cils ne battent pas de façon synchrone ; chaque cil est légèrement en avance dans son cycle par rapport à celui qui suit. Une vague de battements paraît donc parcourir les lobes ciliés et donne l'impression d'une paire de roues qui tournent sur elles-mêmes. (De façon intéressante, on peut signaler que les rotifères étaient initialement dénommés « les animalcules à roues »).

Les rotifères sont de petits animaux (de 0,1 à 3 mm de long) qui sont abondants dans la plupart des habitats d'eau douce ; quelques-uns (moins de 10 %) sont marins. Les quelque 2 000 espèces sont divisées en trois classes (Tableau 13.1). Le corps a approximativement 1 000 cellules et les organes sont eutéliques. Les rotifères sont habituellement solitaires, libres et nageant, mais quelques formes connues sont coloniales. D'autres vivent entre les grains de sable.

Les caractéristiques de ce phylum peuvent être ainsi résumées :

1. Triploblastiques, bilatéraux, non segmentés, pseudocœlomates
2. Tube digestif complet, régionalement spécialisé
3. Extrémité antérieure avec, généralement, un organe cilié appelé corona
4. Extrémité postérieure avec doigts et glandes adhésives
5. Cuticule bien développée
6. Protonéphridies avec cellules-flammes
7. Mâles en petit nombre ou absents ; parthénogenèse fréquente

## *Caractères externes*

L'épiderme sécrète une cuticule qui recouvre la surface externe du rotifère. Chez beaucoup d'espèces, la cuticule s'épaissit pour former une capsule appelée **lorica** (L. *corselet*, une boîte ample). La cuticule ou lorica, protectrice, est l'élément de support principal bien que le fluide du pseudocœlome intervienne également en tant que squelette hydrostatique. L'épiderme est syncytial (les noyaux ne sont pas séparés par des membranes).

La tête contient la corona, la bouche, les organes sensoriels et le cerveau (Figure 13.4*b*). La corona entoure une aire ciliée, large ou champ buccal. Le tronc constitue la majeure partie du corps ; il est allongé et a la forme d'un sac. L'anus s'ouvre dorsalement, dans la partie postérieure du tronc. La région terminale, étroite, est le pied. Elle est pourvue d'un ou deux doigts. Le pied renferme plusieurs glandes pédieuses dont les conduits s'ouvrent au niveau des doigts. Les sécrétions des glandes assurent la fixation temporaire du pied au substratum.

## *Nutrition et système digestif*

La plupart des rotifères se nourrissent de microorganismes et de matière organique en suspension. Les cils de la corona créent un courant d'eau qui amène les particules alimentaires à la bouche. Le pharynx renferme une structure originale, unique, appelée **mastax** (mâchoires). Le mastax est un organe musculaire qui broie la nourriture (appareil masticateur N. d. T.). La paroi interne du mastax contient plusieurs jeux de mâchoires ou trophi (Figure 13.4*b*). Les trophi présentent des variations de certains détails morphologiques qu'utilisent les taxonomistes pour distinguer les espèces.

Après le mastax, la nourriture transite via un œsophage court et cilié vers l'estomac, également cilié. Des glandes salivaires et digestives sécrètent des enzymes dans le pharynx et dans l'estomac. La digestion extracellulaire et complète ainsi que l'absorption se déroulent dans l'estomac. Chez quelques espèces, un intestin, court et cilié, s'étend postérieurement et s'élargit en une vessie cloacale qui reçoit l'eau des protonéphridies, les œufs des ovaires ainsi que les déchets de la digestion. La vessie s'ouvre à l'extérieur par l'anus situé à la jonction entre le tronc et le pied.

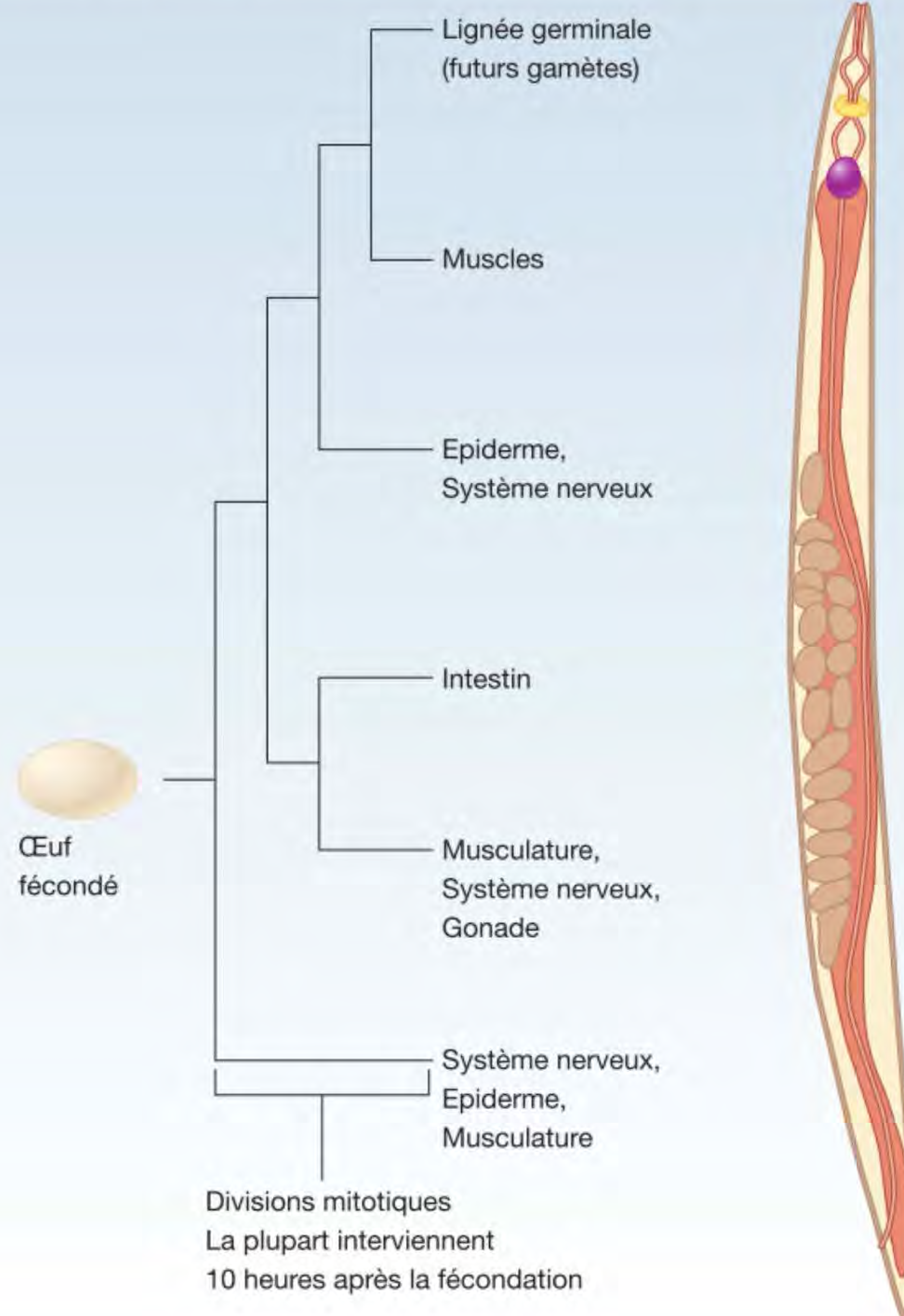
## *Autres systèmes organiques*

Tous les organes viscéraux pendent dans le pseudocœlome rempli de liquide contenant des cellules amœboïdes. Les protonéphridies remplissent une fonction osmorégulatrice. Les rotifères, comme les autres pseudocœlomates, échangent les gaz respiratoires et évacuent les déchets azotés par diffusion à travers leur paroi. Le système nerveux comprend deux nerfs latéraux et des ganglions cérébraux formant une masse bilobée du côté dorsal du mastax. Les structures sensorielles incluent des groupes de soies sensitives concentrés sur une ou plusieurs courtes antennes ou sur la corona. La photoréception est assurée par des taches oculaires présentes sur la tête, au nombre d'une à cinq.



## Comment savons-nous que le nombre de cellules du corps de tous les nématodes *Caenorhabditis elegans* est exactement de 959 ?

Le ver nématode *C. elegans* est un résident du sol de 1 mm de long. Les vers sont très faciles à maintenir en laboratoire et le développement, de l'œuf fécondé à l'adulte, se réalise en trois jours. Les 959 cellules somatiques de l'adulte émergent à partir du zygote de la même façon, chez chaque *C. elegans*. En suivant les divisions au microscope, immédiatement après la formation de l'œuf, les chercheurs ont pu déterminer l'origine de chaque cellule et construire son lignage. Cela est rendu possible parce que *C. elegans* est transparent à tous les stades de son développement. Le devenir de chaque cellule peut être suivi à la trace de l'œuf à l'adulte. 12 heures après la première division le nématode est une larve de 558 cellules. Plusieurs cycles de division et de mort de 113 cellules exactement sculptent l'adulte à 959 cellules. Un diagramme de lignage cellulaire semblable à celui de la figure est un exemple de cartographie des destins des différentes parties d'un embryon en développement. La carte simplifiée présentée sur la droite montre le développement des principaux tissus du corps du nématode.

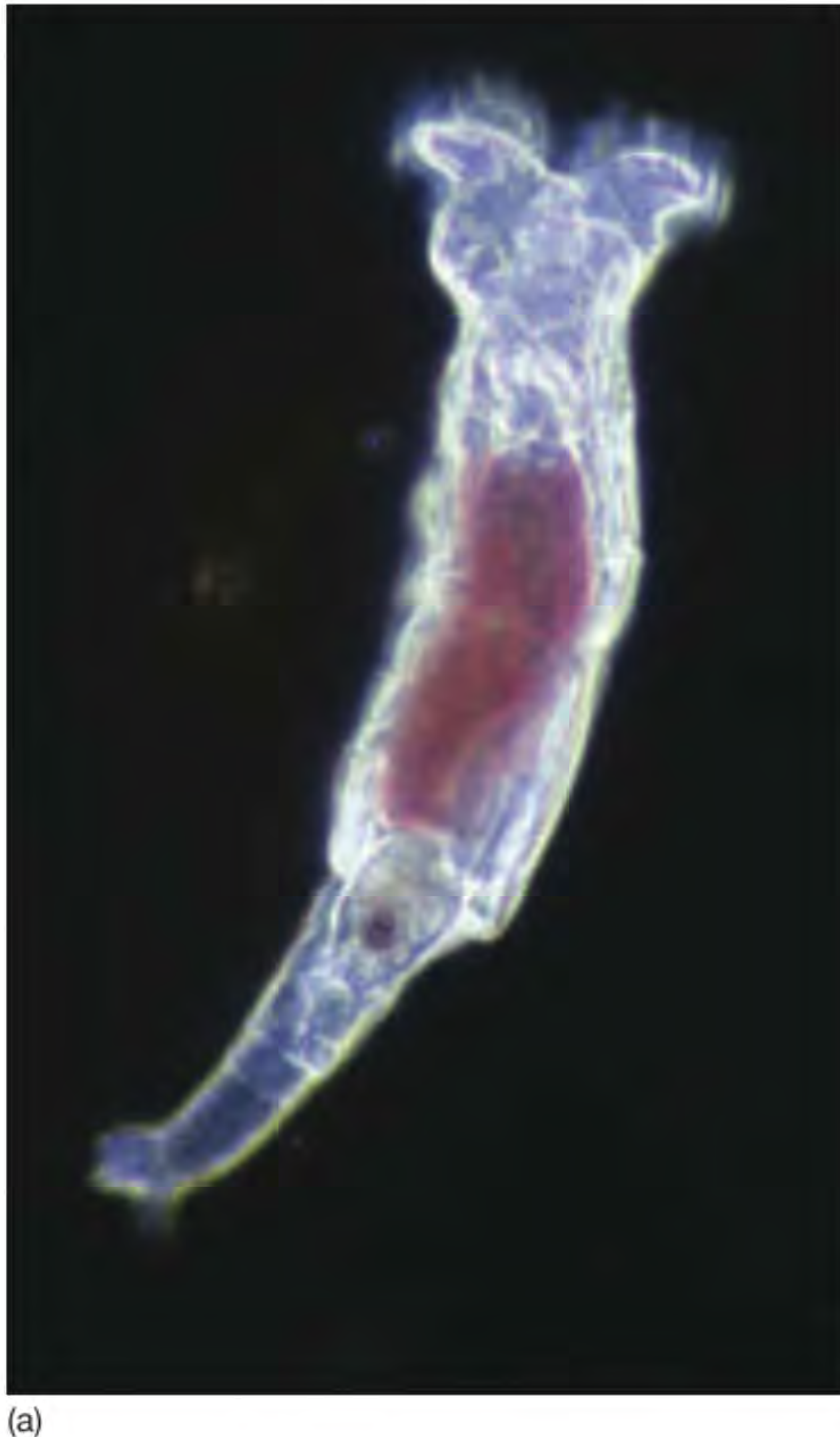



### *Reproduction et développement*

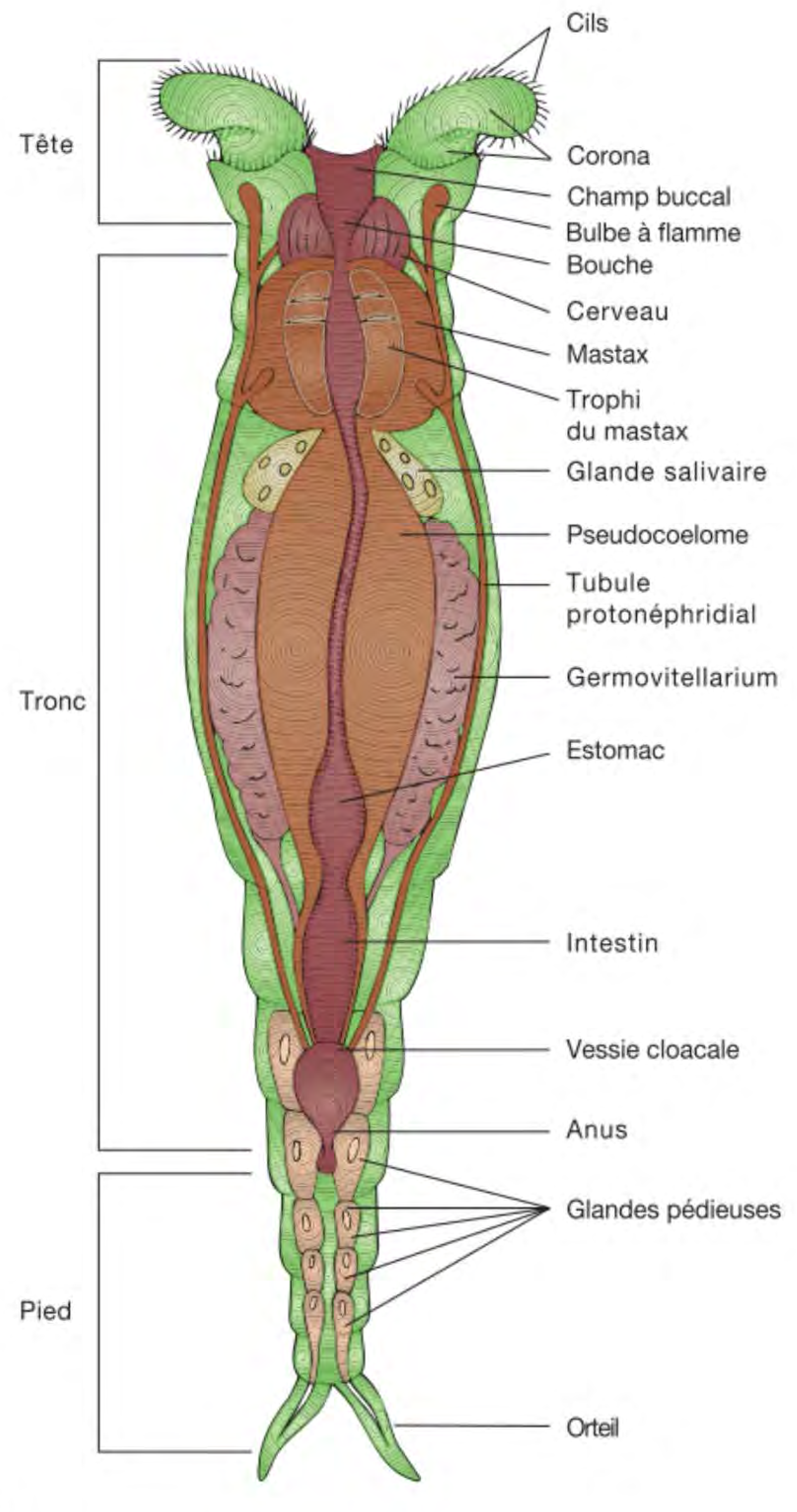
Quelques rotifères se reproduisent de façon sexuée, mais plusieurs types de parthénogenèses s'observent chez la plupart des espèces (N. d. T. le traducteur reste fidèle au texte mais tient à insister sur un point qu'il a déjà soulevé : la parthénogenèse, développement d'un ovule non fécondé, est un mode de reproduction sexuée, mais monoparentale et non, comme certains le suggèrent, un mode asexué, lequel est fondamentalement agame ! dans l'esprit des auteurs « sexuée » veut dire avec fécondation donc mode de reproduction sexuée biparentale). Des mâles de petite taille apparaissent sporadiquement dans une classe (Monogonontes) et aucun mâle n'est connu dans une autre (Bdelloides). Dans la classe des Séisonides, des mâles et des femelles normalement constitués sont répartis en proportions équivalentes dans la population. Les rotifères femelles ont généralement un ovaire auquel est attaché un vitellarium syncytial qui produit le vitellus incorporé dans les œufs. Souvent l'ovaire et le vitellarium fusionnent pour former un organe unique, le germovitellarium (Figure 13.4*b*). Après fécondation, chaque œuf descend un court oviducte jusqu'à la vessie cloacale de laquelle il s'échappe.

Chez les mâles, la bouche, la vessie cloacale et les autres organes digestifs ont dégénéré ou sont absents. Le testicule, unique, produit les spermatozoïdes qui, par la voie d'un canal déférent cilié, arrivent au gonopore. Les mâles sont pourvus d'un pénis éversible qui injecte le sperme, à la manière d'une aiguille hypodermqiue, dans le pseudocœlome de la femelle (imprégnation hypodermique).

Dans la classe des Séisonides, les femelles produisent des ovules haploïdes qui doivent être fécondés pour produire des mâles ou des femelles. Dans la classe des Bdelloides toutes les femelles sont parthénogénétiques et produisent des œufs diploïdes qui éclosent en



(a)




(b)

**FIGURE 13.4**

**Phylum des Rotifères.** (*a*) Un rotifère, *Brachionus* (MO × 150). (*b*) Organisation interne d'un rotifère typique, *Philodina*. Ce rotifère a environ 2 mm de long.

## TABLEAU 13.1
### Classification des Rotifères

**Phylum des Rotifères**
Une couronne ciliée entoure la bouche ; pharynx musculeux (mastax) présent avec des structures formant mâchoires ; cuticule non chitineuse ; parthénogenèse commune ; espèces d'eau douce et marines. Environ 2 000 espèces.

**Classe des Seisonides**
Un seul genre de rotifères marins qui sont commensaux des crustacés ; corps grand et élargi avec corona réduite. *Seison*. Seulement deux espèces.

**Classe des Bdelloïdes**
Extrémité antérieure rétractile et portant deux disques trochaux ; mastax broyeur ; deux ovaires ; corps cylindrique ; mâles absents. *Adineta*, *Philodina*, *Rotaria*. Environ 590 espèces.

**Classe des Monogonontes**
Rotifères à un ovaire ; mastax non broyeur ; produit des œufs mictiques et amictiques. Mâles qui apparaissent sporadiquement. *Conochilus*, *Collotheca*, *Notommata*. Environ 1 400 espèces.

femelles diploïdes. La classe des Monogonontes produit deux types différents d'œufs (Figure 13.5). Les **œufs amictiques** (Gr. *a*, sans + *miktos*, mixé ou mélangé ; œufs d'été à coque fine) sont produits par mitose, sont diploïdes, ne peuvent être fécondés, et se développent directement en femelles amictiques. Les **œufs mictiques** (Gr. *miktos*, mixé ou mélangé) sont haploïdes. Si l'œuf mictique n'est pas fécondé, il se développe parthénogénétiquement et produit un mâle ; s'il est fécondé, il sécrète une coque épaisse, lourde et devient dormant ou œuf d'hiver au repos. Les œufs dormants éclosent à la fonte des neiges ou au moment des pluies de printemps en femelles amictiques qui commencent un premier cycle amictique, mettant en place rapidement des populations importantes. Au début de l'été, quelques femelles produisent des œufs mictiques, les mâles apparaissent et des œufs dormants sont produits. Un autre cycle amictique avec production d'un plus grand nombre d'œufs dormants intervient avant que le cycle annuel ne soit achevé. Les vents et les oiseaux dispersent souvent les œufs dormants et représentent l'unique mode de dispersion de beaucoup de rotifères. Les femelles, dans leur grande majorité, pondent soit des œufs amictiques soit des œufs mictiques, mais jamais les deux à la fois. Ce sont, apparemment, les conditions physiologiques dans lesquelles se

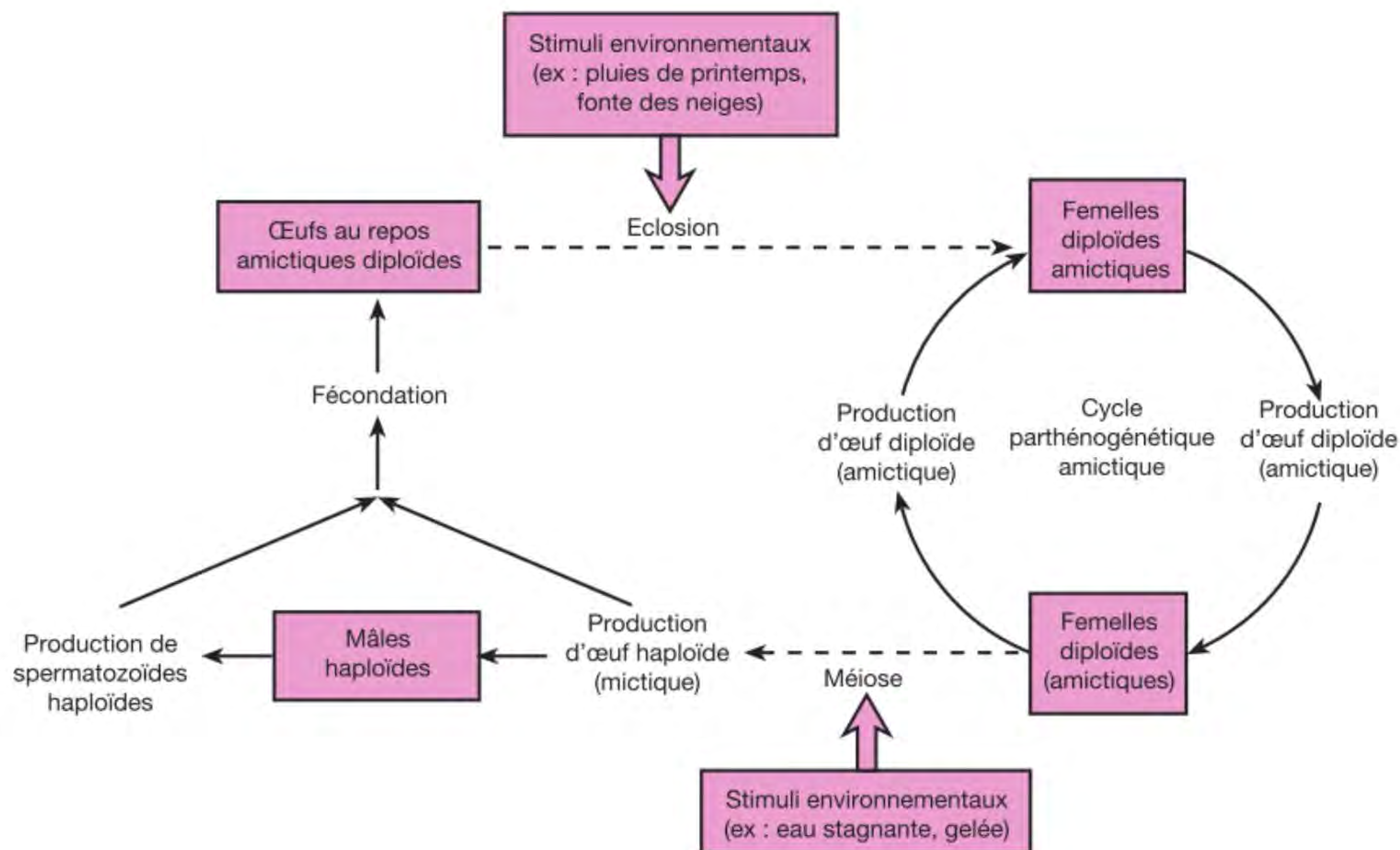



**FIGURE 13.5**

**Cycle de vie d'un Rotifère Monogononte.** Les œufs au repos, en dormance, diploïdes éclosent en réponse à des stimuli environnementaux (fonte des neiges, pluies de printemps) et entament un premier cycle amictique. D'autres stimuli environnementaux (densité de la population, eau stagnante) stimulent, plus tard, la production d'œufs haploïdes mictiques qui conduisent à la formation d'œufs dormants qui permettent à l'espèce de franchir l'été (période où la mare s'assèche). Les pluies d'automne initient un second cycle amictique. Le gel stimule à nouveau la production d'œufs mictiques et éventuellement les œufs dormants qui permettront à la population de rotifères de résister à l'hiver.

trouve la femelle durant le développement de l'ovocyte qui déterminent le type d'œuf pondu.

## Phylum des Acanthocéphales

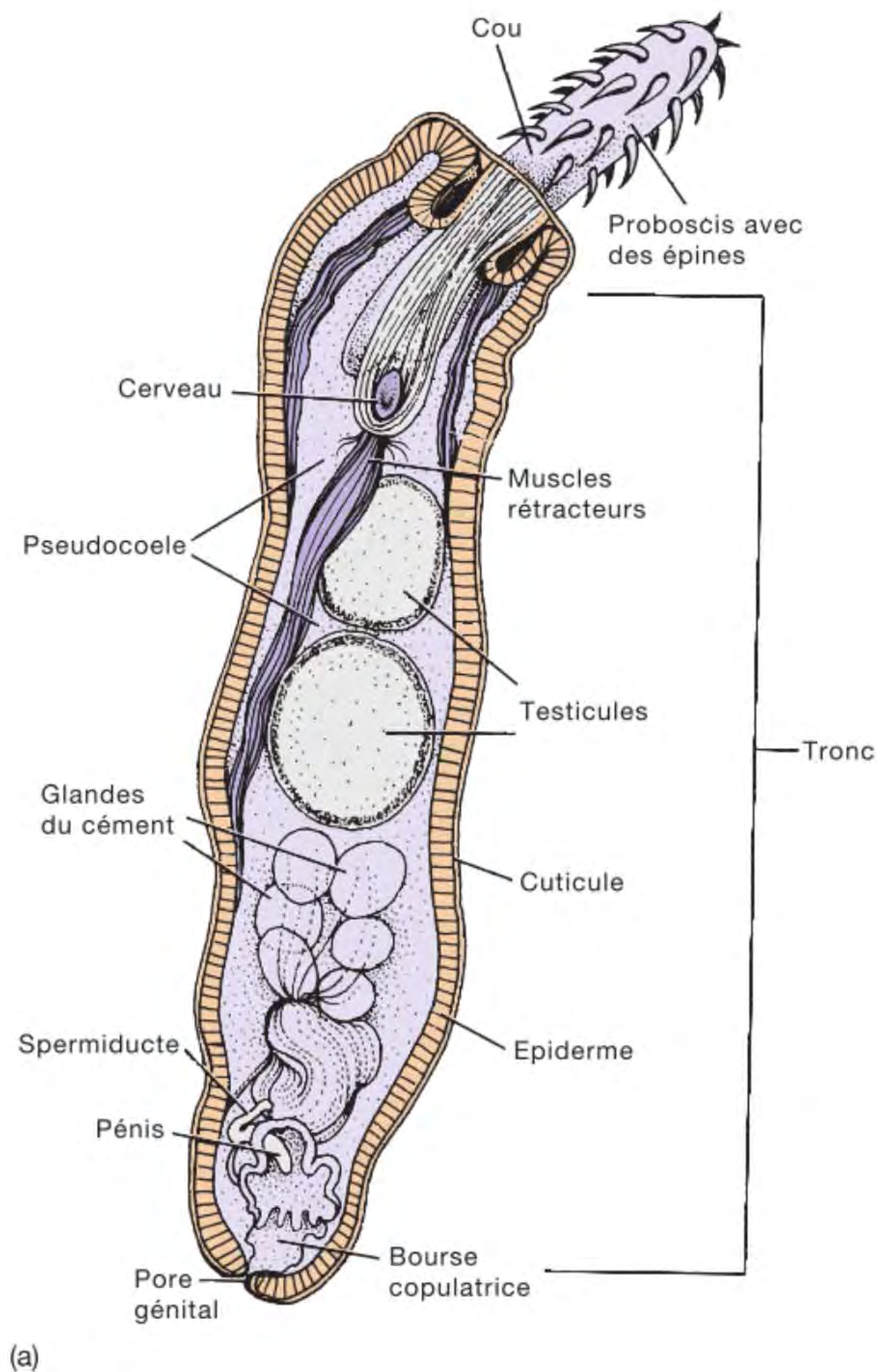
Les acanthocéphales adultes (Gr. *akantha*, épine + *kephale*, tête) sont des endoparasites de l'intestin des vertébrés (particulièrement les poissons). Deux hôtes sont requis pour le déroulement du cycle. Les juvéniles sont des parasites des crustacés et des insectes. Les acanthocéphales sont généralement de petite taille (moins de 40 mm de long), toutefois, une espèce importante, *Macracanthorhynchus hirudinaceus*, présente chez les pigeons, peut avoir plus de 80 cm. Le corps de l'animal est allongé et comprend un court proboscis à l'avant, une région du cou et un tronc (Figure 13.6*a*). Le proboscis est recouvert d'épines recourbées (Figure 13.6*b*) d'où le nom de « vers à tête épineuse ». Le proboscis rétractile est l'outil de fixation à l'intestin de l'hôte. Les femelles sont toujours plus grandes que les mâles et les zoologistes ont identifié à peu près 1 000 espèces.

Un tégument vivant et syncytial, adapté au mode de vie parasitaire, couvre le corps des acanthocéphales. Un glycocalyx (*voir Figure 2.6*), composé de mucopolysaccharides et de glycoprotéines, le double extérieurement et protège le parasite des enzymes et des attaques immunitaires engagées par l'hôte. Il n'y a pas de tube digestif ; les acanthocéphales absorbent directement la nourriture par leur tégument via des mécanismes de transport membranaire spécifiques et la pinocytose. Le système nerveux comprend une masse ganglionnaire ventrale et antérieure de laquelle partent des nerfs antérieurs et postérieurs. Les organes sensoriels sont peu développés.

Les sexes sont séparés et le mâle a un pénis protrusible. La fécondation est interne et les œufs se développent dans le pseudocœlome. Le potentiel biotique de certains acanthocéphales est élevé ; par exemple, une femelle gravide de *Macroacanthorhynchus hirudinaceus* peut contenir plus de 10 millions d'œufs embryonnés. Les œufs sont éliminés avec les fèces et sont absorbés par certains insectes (par exemple, les blattes ou larves de coléoptères) ou par des crustacés aquatiques (amphipodes, isopodes, ostracodes). Une fois dans l'invertébré, les œufs éclosent et produisent une forme larvaire appelée **acanthor**. Elle s'enfonce dans la paroi du tube digestif et se loge dans l'hémocœle où elle se développe en un stade **acanthella** et, éventuellement, en un **cystacanthe**. Quand un mammifère, un poisson ou un oiseau ingurgite l'hôte intermédiaire, le cystacanthe s'attache à la paroi intestinale par son proboscis épineux.

### SYNTHÈSE DE LA SECTION 13.3

Le trait commun qui unifie les lophotrochozoaires est l'absence de mue. Les épines du proboscis d'un acanthocéphale jouent le rôle de crochets qui fixent l'animal à l'intestin de l'hôte. De plus, il est important de noter que les rotifères sont désignés comme « animaux à roues » en raison des battements de leurs cils. Cinq caractéristiques importantes définissent les rotifères. Ils sont triploblastiques, ont



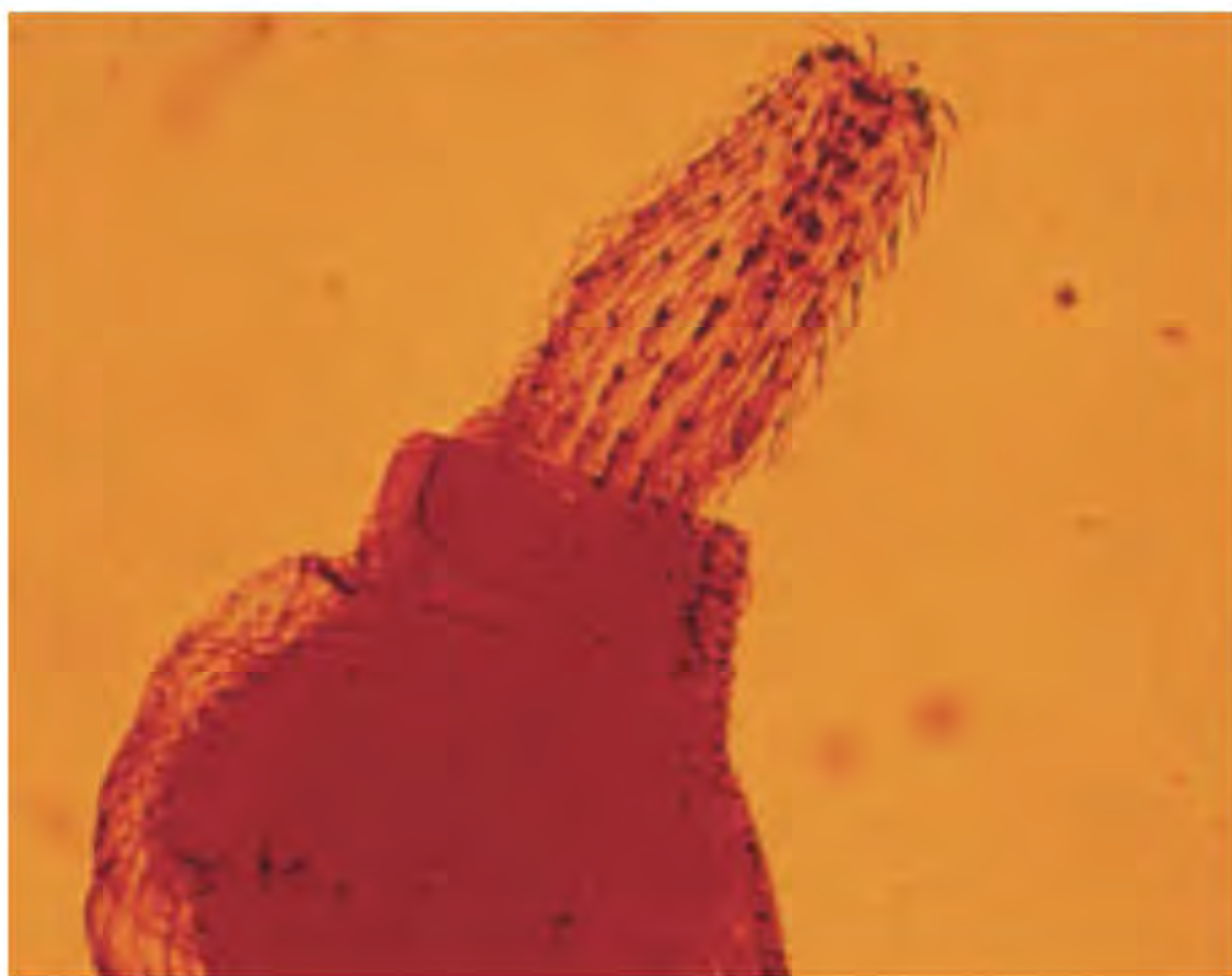




**FIGURE 13.6**

**Phylum des Acanthocéphales.** (*a*) Vue dorsale d'un mâle adulte. (*b*) Le proboscis d'un ver à tête épineuse (MO × 50).

un tube digestif complet, une corona ciliée, possèdent des glandes adhésives et ont une cuticule bien développée.

***Comment les acanthocéphales, dépourvus de tube digestif, obtiennent-ils leurs nutriments ?***

# 13.4 Aschelminthes qui muent (phyla d'Ecdysozoaires)

## Compétences à acquérir

1. Décrire le point commun majeur qui unifie tous les ecdysozoaires.
2. Expliquer pourquoi les nématomorphes sont appelés « vers crins de cheval ».

Comme indiqué précédemment, les zoologistes ont maintenant placé, parmi les Ecdysozoaires (« animaux qui muent »), les phyla suivants d'aschelminthes : Nématodes, Nématomorphes, Kinorhynques, Loricifères et Priapulides. Sur la base d'analyses cladistiques portant sur la morphologie et la génétique tous les aschelminthes qui renouvellent leur cuticule sont plus étroitement apparentés aux arthropodes qu'ils ne le sont avec les autres aschelminthes. La conséquence majeure d'une telle interprétation est que la mue des cuticules est un phénomène qui a du apparaître une seule fois au cours de l'évolution animale. Comme pour les Lophotrochozoaires, des études génomiques et morphologiques sont encore nécessaires pour résoudre le problème. En plus de la mue, tous les membres se distinguent par la présence d'un introvert éversible portant un cône buccal entouré de stylets et des verticilles de scalides.

## Phylum des Nématodes : Les vers ronds, des pseudocœlomates non segmentés recouverts de cuticules résistantes

Les Nématodes (Gr. *nematos*, filament) ou vers ronds sont parmi les animaux les plus abondants sur terre – à peu près 5 milliards par acre (4 046 mètres carrés) de terre fertile de jardin. Les zoologistes estiment que le nombre d'espèces se situe entre 16 000 et 500 000. Les vers ronds se nourrissent de toute source disponible de matière organique, depuis les substances pourries jusqu'aux tissus vivants d'autres invertébrés, de vertébrés ou de plantes. Leur taille varie de microscopique à plusieurs mètres de long. Beaucoup de nématodes sont parasites de plantes ou d'animaux ; la plupart d'entre eux sont des formes libres marines, d'eau douce ou vivant dans les sols. Certains nématodes jouent un rôle important dans le recyclage des nutriments des sols et des fonds de sédiments.

Les nématodes n'ont pas de cils à l'exception de ceux inclus dans les structures sensorielles, une caractéristique qu'ils partagent avec les arthropodes. Un autre point commun avec quelques arthropodes est la nature amœboïde des spermatozoïdes. Les zoologistes reconnaissent deux classes de nématodes (Tableau 13.2).

Les caractéristiques du phylum des Nématodes sont :

1. Triploblastiques, bilatéraux, vermiformes (ayant la forme d'un ver ; long et fin), non segmentés, pseudocœlomates
2. Corps rond en section transversale et couvert d'une cuticule élastique ; croissance des juvéniles par mues

**TABLEAU 13.2**
**Classification des Nématodes***

**Phylum des Nématodes**
Nématodes ou vers ronds. Environ 16 000 espèces décrites à ce jour.

**Classe des Sécernentes (Secernentea, Phasmidea)**
Structures sensorielles ou glandulaires paires appelées phasmides dans la région de la queue ; structures paires similaires (amphides) peu développées à l'extrémité antérieure ; système excréteur présent ; à la fois des espèces libres et des espèces parasites. *Ascaris*, *Enterobius*, *Rhabditis*, *Tubatrix*, *Necator*, *Wuchereria*. Environ 5 000 espèces décrites.

**Classe des Adénophores (Adenophorea, Aphasmidia)**
Phasmides absents ; la plupart libres mais quelques espèces parasites. *Dioctophyme*, *Trichinella*, *Trichuris*. Environ 3 000 espèces.

*Une analyse cladistique récente sur des données moléculaires suggère que les similarités morphologiques entre les différents groupes de nématodes ont évolué par convergence, et que l'une des deux classes (les Sécernentes) a évolué à partir de l'autre (les Adénophores). Si ces informations sont confirmées, la classification présentée dans le tableau et dans le texte, adoptée depuis longtemps, devra être révisée.

3. Tube digestif complet ; bouche généralement entourée de lèvres portant des organes sensoriels
4. L'appareil excréteur de la plupart d'entre eux comprend une ou deux cellule(s) rénette(s) ou un jeu de tubules collecteurs
5. Paroi du corps renfermant des muscles longitudinaux uniquement

## Caractères externes

Un corps typique de nématode est fin, allongé, cylindrique et pointu aux deux extrémités (Figure 13.7*a*, *b*). Le succès des nématodes tient à la présence d'une cuticule externe, non cellulaire, composée de collagène (Figure 13.7*c*) en continuité avec le tube digestif antérieur (le stomodeum N. d. T.), le tube digestif postérieur (le proctodeum N. d. T.), les organes sensoriels et certaines parties de l'appareil reproducteur femelle. La cuticule peut être lisse ou être ornée d'épines, de soies, de papilles (petites projections ayant la forme de mamelons), verrues et crêtes, toutes ayant une signification taxonomique. La cuticule est formée de trois couches primaires : cortex, couche matricielle et couche basale. Elle maintient la pression interne hydrostatique, assure une protection mécanique et, dans le cas des espèces parasites, résiste aux enzymes digestives de l'hôte. La cuticule est généralement renouvelée quatre fois.

L'épiderme ou hypoderme, situé sous la cuticule qu'il sécrète, entoure le pseudocœlome (Figure 13.7*d*). Il peut être de nature syncytiale et les noyaux sont regroupés dans les quatre cordes épidermiques (une dorsale, une ventrale et deux latérales) qui se projettent à l'intérieur. Les muscles longitudinaux sont les principaux éléments impliqués dans la locomotion. Leurs contractions se propagent selon des vagues ondulatoires de l'avant vers l'arrière, créant des mouvements caractéristiques de battements. Les nématodes n'ont pas de musculature circulaire et ne peuvent donc pas ramper comme le font les vers pourvus d'une musculature plus complexe.

Certains nématodes ont des lèvres autour de la bouche qui, chez certaines espèces, portent des épines ou des dents. Chez d'autres, les lèvres ont disparu. Quelques vers ronds ont des boucliers céphaliques qui renforcent la protection. Les organes sensoriels sont représentés par des amphides, des phasmides ou des ocelles. Les **amphides** sont des dépressions antérieures de la cuticule qui renferment des cils modifiés pour la chémoréception. Les **phasmides** sont situées près de l'anus et interviennent également dans la chémoréception. La classification des nématodes repose sur la présence ou l'absence de ces organes (*voir Tableau 13.2*). Des paires d'ocelles sont présentes chez les formes aquatiques.

## Caractères internes

Le pseudocœlome des nématodes est une cavité spacieuse, remplie de liquide qui contient les viscères et constitue un squelette hydrostatique. Tous les nématodes sont ronds parce que la contraction des muscles pariétaux sur le liquide du pseudocœlome génère une poussée vers l'extérieur de force équivalente dans toutes les directions (Figure 13.7*d*).

## Nutrition et Système digestif

Dépendant étroitement de l'environnement, les nématodes sont capables d'utiliser une très grande variété d'aliments ; ils peuvent être carnivores, herbivores, omnivores, saprophages consommant de la matière en décomposition ou parasites se nourrissant du sang ou des autres fluides tissulaires de leurs hôtes.

Les nématodes ont un système digestif complet avec une bouche, qui peut être pourvue de dents, de mâchoires ou de stylets (structures pointues, acérées) ; d'une cavité buccale ; d'un pharynx musculaire ; d'un intestin tubulaire et long où se déroulent digestion et absorption ; d'un court rectum et d'un anus. La pression hydrostatique du pseudocœlome et l'action de pompage du pharynx font progresser les aliments dans le tube digestif.

## Autres systèmes internes

L'osmorégulation et l'excrétion des déchets azotés (ammoniac, urée) se déroulent au niveau de deux systèmes uniques et originaux. Le système glandulaire, présent chez les espèces aquatiques, est structuré autour de cellules glandulaires ventrales, les cellules **rénettes**, localisées postérieurement au pharynx (Figure 13.8*a*). Chaque glande absorbe les déchets du pseudocœlome et les rejettent à l'extérieur au niveau d'un pore excréteur. Les nématodes parasites ont un système plus avancé, le système tubulaire, qui se développe à partir du système des rénettes (Figure 13.8*b*). Dans ce système, les rénettes fusionnent pour former un grand canal qui s'ouvre à l'extérieur via un pore excréteur.

Le système nerveux est composé d'un anneau nerveux antérieur (*voir Figure 13.7b*). Des nerfs s'étendent antérieurement ou postérieurement et sont connectés par des commissures. Des sécrétions neurœndocriniennes contrôlent la croissance, la mue, la formation de la cuticule et la métamorphose.

## Reproduction et développement

Dans leur grande majorité les nématodes sont dioïques et dimorphiques avec des mâles plus petits que les femelles. Les gonades, longues et enroulées, sont libres dans le pseudocœlome.

Le système femelle comprend une paire d'ovaires convolutés (Figure 13.9*a*). Chaque ovaire est en continuité avec un oviducte auquel fait suite un utérus dont l'extrémité proximale peut être

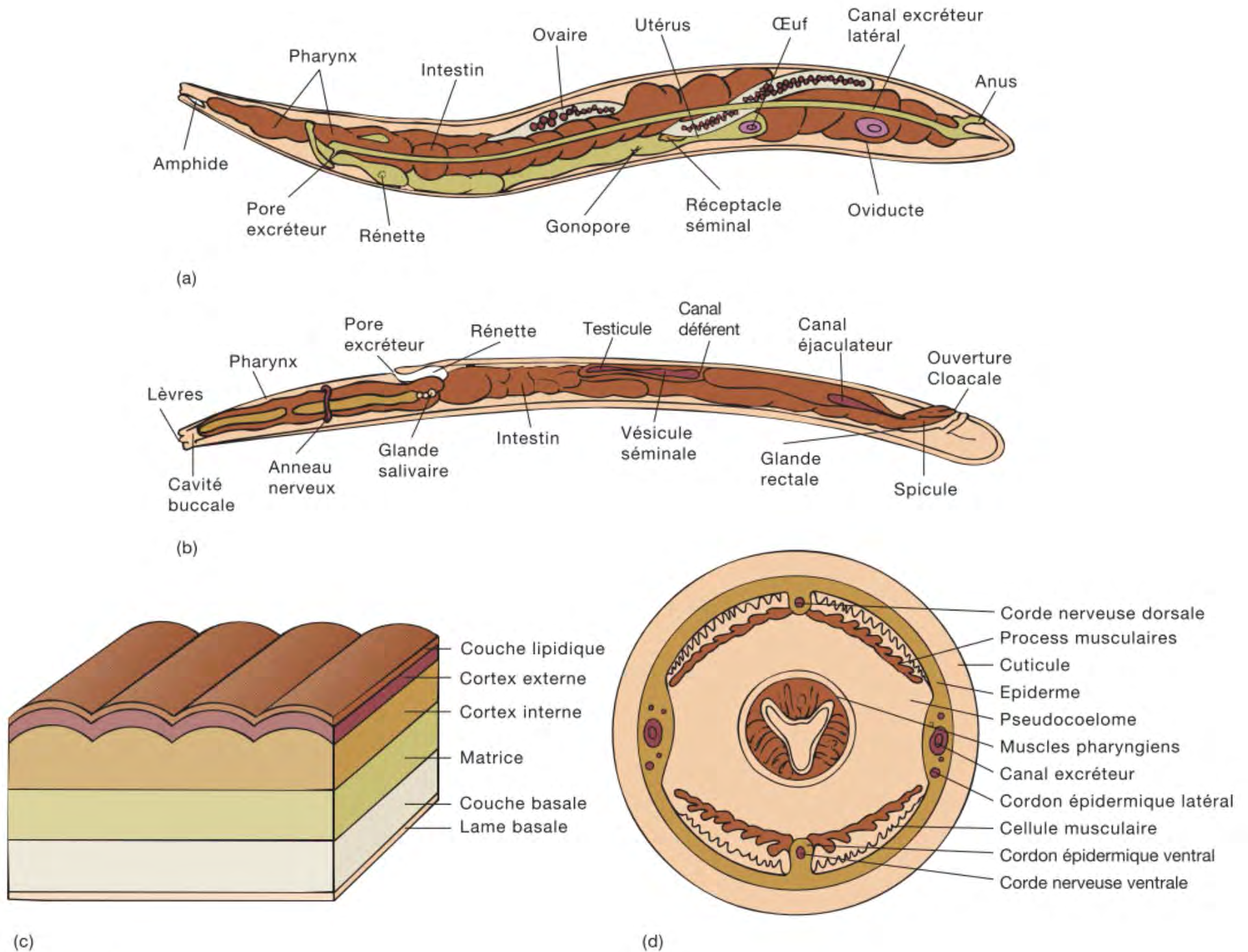



**FIGURE 13.7**

**Phylum des Nématodes.** Traits anatomiques internes d'un *Rhabditis* femelle (*a*) et mâle (*b*). (*c*) Section au travers de la cuticule d'un nématode, montrant la succession des différentes couches. (*d*) Section transversale au niveau de la région pharyngienne musculaire d'un nématode. La pression hydrostatique dans le pseudocœlome maintient la forme arrondie du corps du nématode et collapse l'intestin, ce qui permet à la nourriture et aux déchets de progresser de la bouche à l'anus.

renflée en réceptacle séminal ; les deux utérus fusionnent et forment un vagin qui s'ouvre à l'extérieur par le pore génital.

L'appareil reproducteur mâle consiste en un testicule tubulaire qui se poursuit par un canal déférent éventuellement élargi en vésicule séminale (Figure 13.9*b*). La vésicule séminale se connecte au cloaque. Le système se complète assez souvent par une bourse copulatrice qui aide au transfert du sperme au moment de la copulation.

Après la copulation, les forces hydrostatiques qui s'exercent sur le pseudocœlome (*voir Figure 13.7d*) font progresser les œufs fécondés vers le gonopore (pore génital). Le nombre d'œufs produits quotidiennement varie selon les espèces ; plusieurs centaines, chez certaines, plusieurs centaines de milliers chez d'autres. Quelques nématodes donnent naissance à des larves (ovoviviparité). Les facteurs externes, comme la température ou l'humidité, influencent le développement et l'éclosion des œufs. L'éclosion produit une larve (certains zoologistes préfèrent parler de juvénile) qui a la plupart des structures adultes. La larve (ou le juvénile) entreprend quatre mues mais, chez certaines espèces, la première ou les deux premières mue(s) peuvent se dérouler avant l'éclosion.

## *Quelques nématodes importants parasites de l'homme*

Les nématodes parasites présentent un certain nombre d'adaptations évolutives à ce mode de vie. Parmi elles, on peut citer, un potentiel reproductif élevé, des cycles de vie qui optimisent la transmission d'un hôte à un autre, une cuticule résistante aux enzymes, des œufs de résistance et des formes larvaires enkystées. Les cycles de vie des nématodes ne sont pas aussi compliqués que ceux des cestodes ou des trématodes car, généralement, ils ne font appel qu'à un seul hôte. Les cycles de cinq parasites importants pour l'homme sont décrits.

**Ascaris lumbricoides : *Le ver rond géant de l'intestin de l'homme*.** Près de 800 millions de personnes à travers le monde

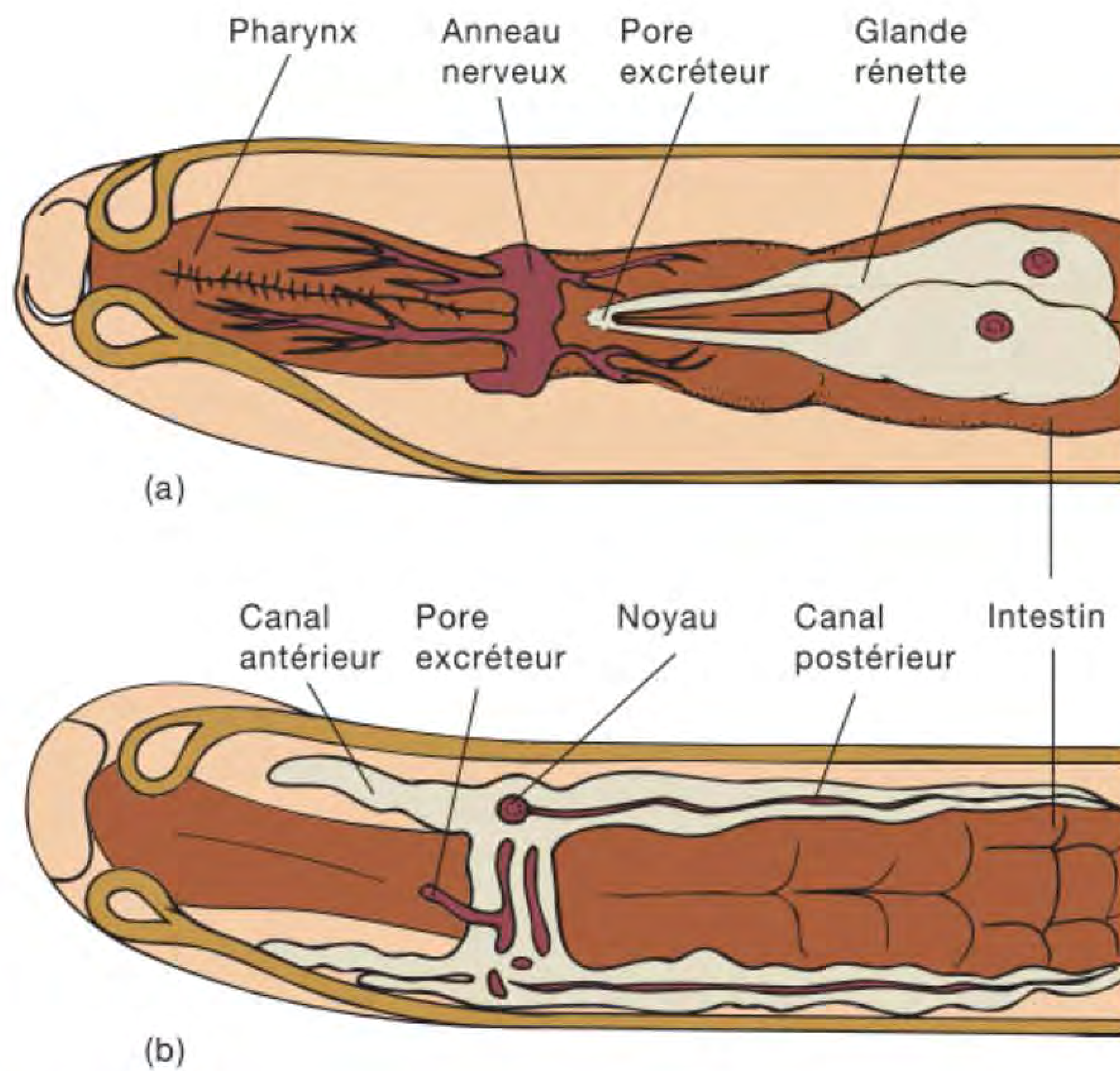



**FIGURE 13.8**

**Systèmes excréteurs du Nématode.** (*a*) Glandulaire, comme chez *Rhabditis*. (*b*) Tubulaire, comme chez *Ascaris*.

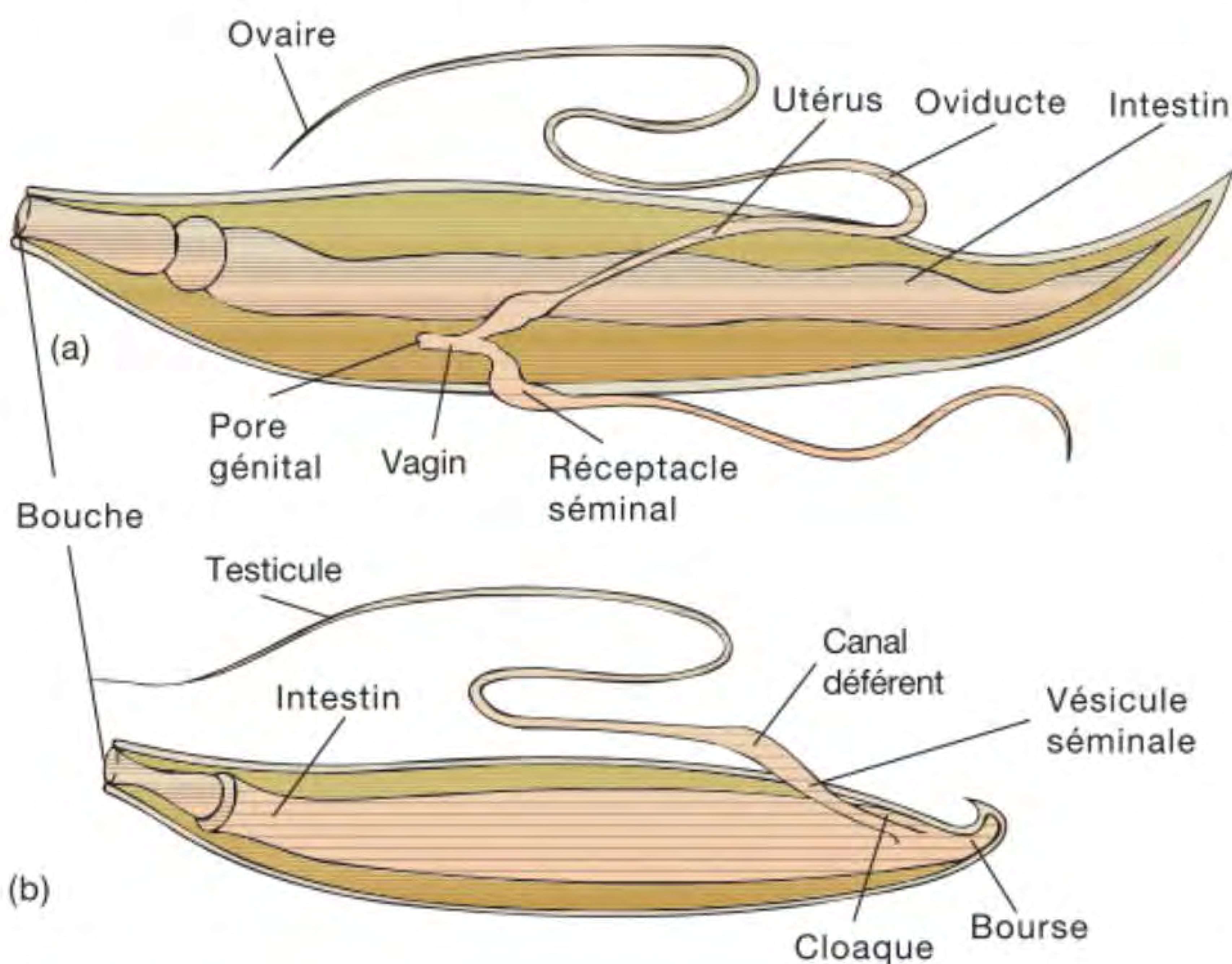



**FIGURE 13.9**

**Systèmes reproducteurs du Nématode.** Les systèmes reproducteurs des nématodes (*a*)femelle et (*b*) mâle, comme chez *Ascaris*. Les tailles des systèmes sont exagérées de manière à montrer les détails.

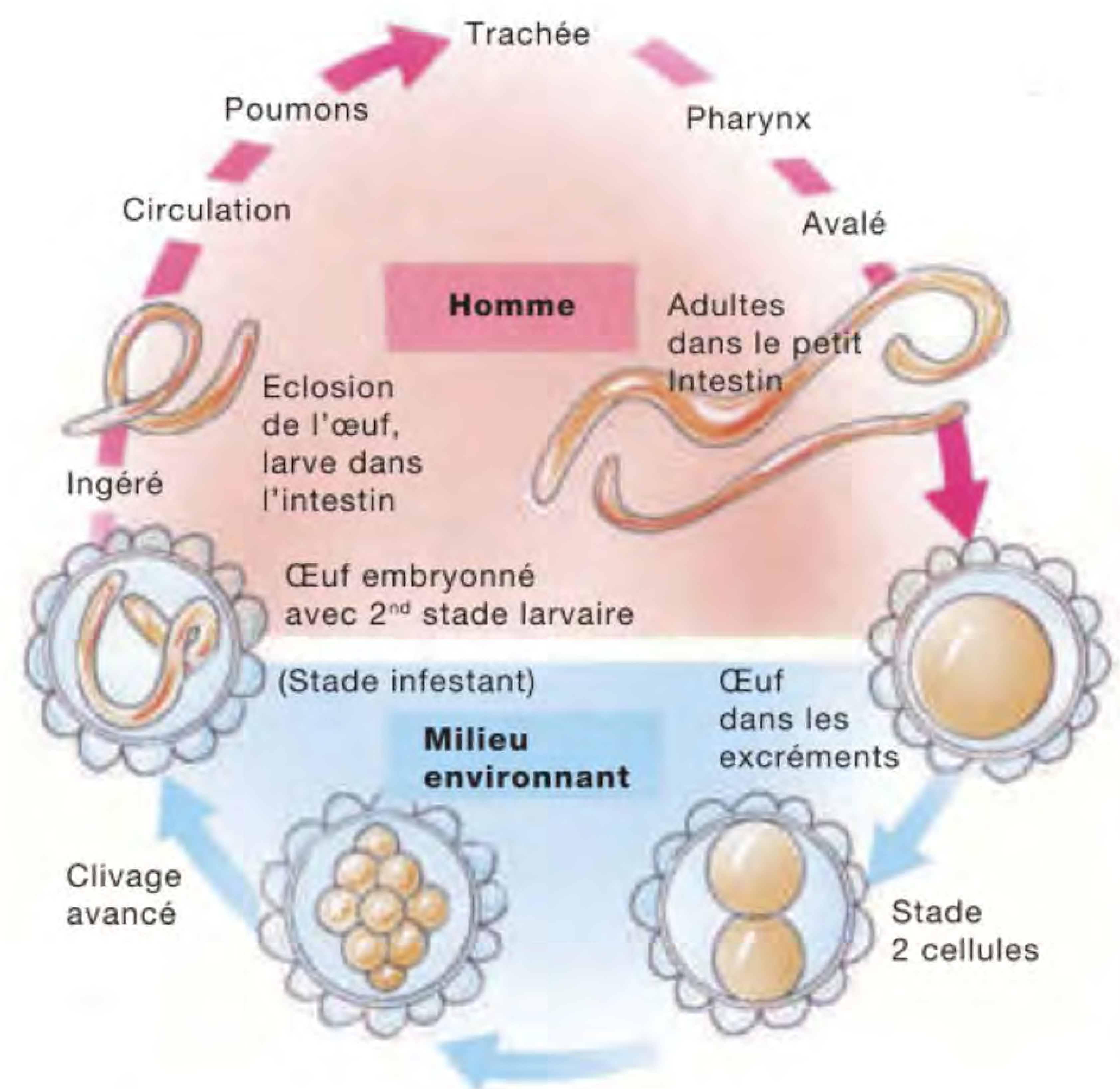



**FIGURE 13.10**

**Cycle de vie de *Ascaris lumbricoides*.** (Voir texte pour les détails). *Source : d'après Centers for Disease Control, Atlanta, GA.*

peuvent être infectés par ce parasite. Les ascaris adultes (Gr. *askaris*, ver intestinal) vivent dans le petit intestin de l'homme. Ils produisent des quantités importantes d'œufs qui sont évacués avec les fèces (Figure 13.10). Un premier stade larvaire se forme rapidement dans l'œuf, mue et se transforme en un second stade larvaire lequel est la forme infestante. Les œufs embryonnés, ingérés par l'homme, éclosent dans l'intestin. Les larves traversent la paroi intestinale et sont entraînées vers les poumons par le courant circulatoire. Elles muent deux fois dans les poumons, migrent vers la trachée et sont avalées. Les vers atteignent la maturité sexuelle dans l'intestin, s'accouplent et démarrent la production des œufs.

**Enterobius vermicularis : *L'oxyure de l'homme*** Les oxyures (Enterobius ; Gr. *enteron*, intestin + *bios*, vie) sont les vers ronds parasites les plus communs aux États-Unis. Les adultes se logent dans la région la plus basse du gros intestin. La nuit, les femelles gravides migrent hors du rectum vers l'aire périanale où elles déposent les œufs qui renferment un premier stade larvaire (Figure 13.11) puis elles meurent. Les femelles et les œufs entraînent des démangeaisons. En se grattant la personne se contamine avec les œufs au niveau des mains mais aussi des draps ou couvertures de lit. Quand les mains arrivent à la bouche les œufs sont avalés puis éclosent. Les larves muent quatre fois dans le petit intestin et migrent dans le gros. Là, les adultes s'accouplent et les femelles produisent les œufs.

**Necator americanus : *Le ver à crochets du Nouveau Monde*** Le ver à crochets du Nouveau Monde ou Américain, *Necator americanus* (L. *necator*, tueur), est présent dans le sud des États-Unis. Les adultes vivent dans le petit intestin où ils s'accrochent à la paroi par des dents et se nourrissent du sang et des fluides tissulaires (Figure 13.12). Les individus femelles pondent jusqu'à 10 000 œufs par jour, évacués avec les fèces. L'œuf éclôt sur un sol chaud et humide et libère une petite larve rhabditiforme (les premier et second stades larvaires de certains nématodes). Elle mue et devient une larve filariforme infestante (le troisième stade larvaire infestant de certains nématodes). Les hommes s'infectent suite à la pénétration de cette larve à travers la peau, habituellement au niveau des doigts de pieds. (La défécation à l'extérieur et la marche

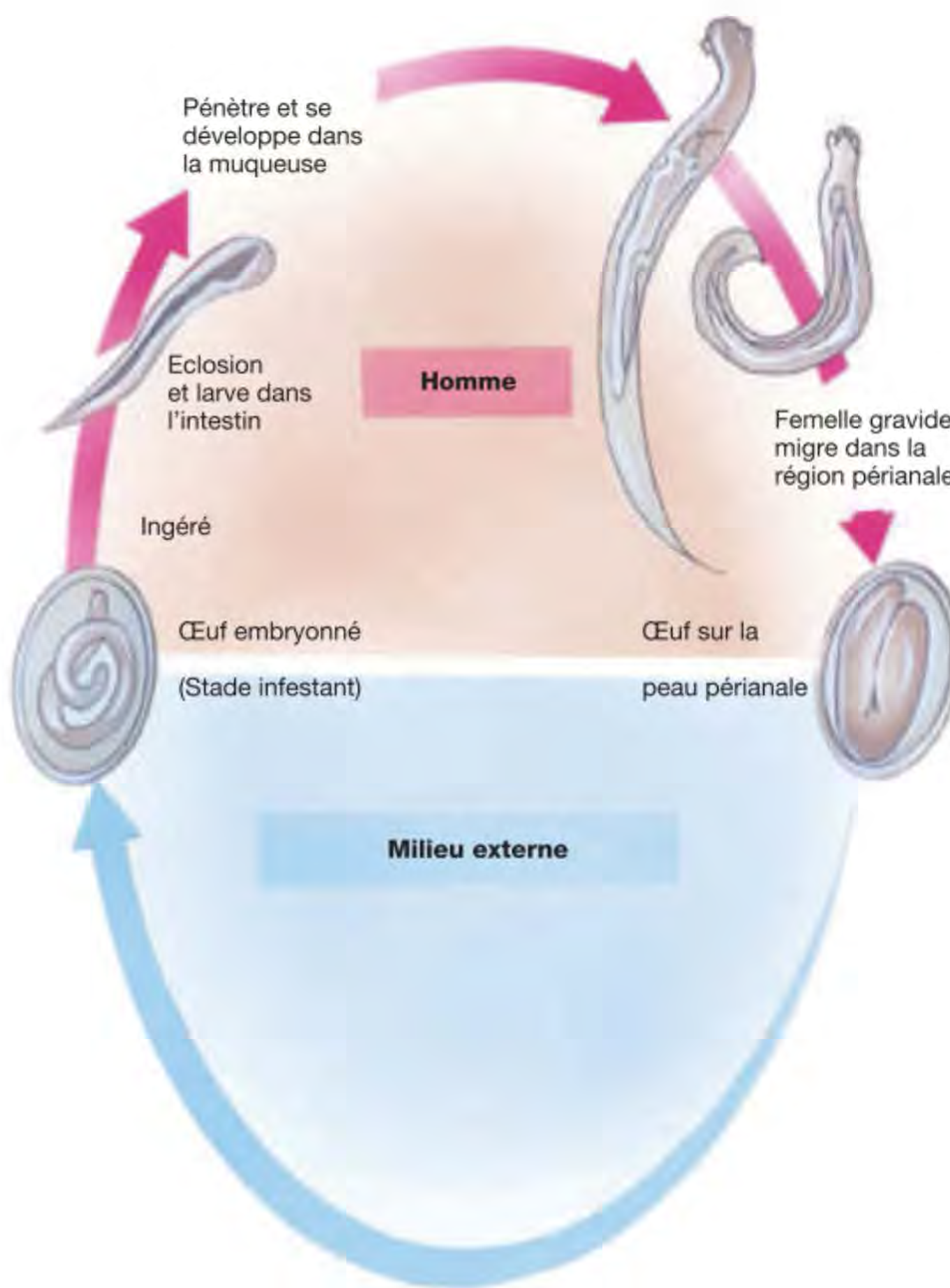



**FIGURE 13.11**

**Cycle de vie de *Enterobius vermicularis*.** (Voir texte pour les détails). *Source : De Centers for Disease Control, Atlanta, GA.*

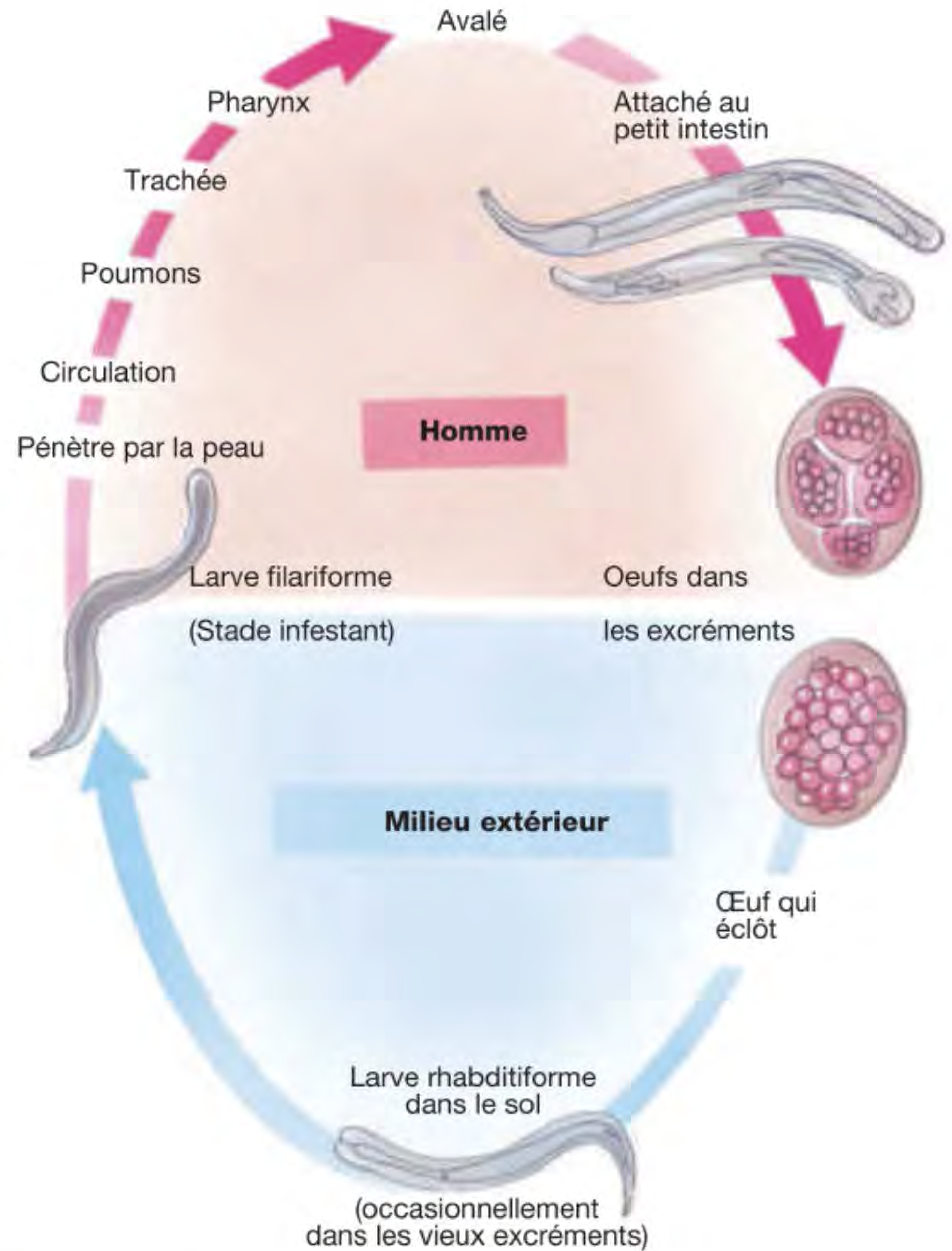



**FIGURE 13.12**

**Cycle de vie de *Necator americanus*.** (Voir détails dans le texte). *Source : De Centers for Disease Control, Atlanta, GA.*

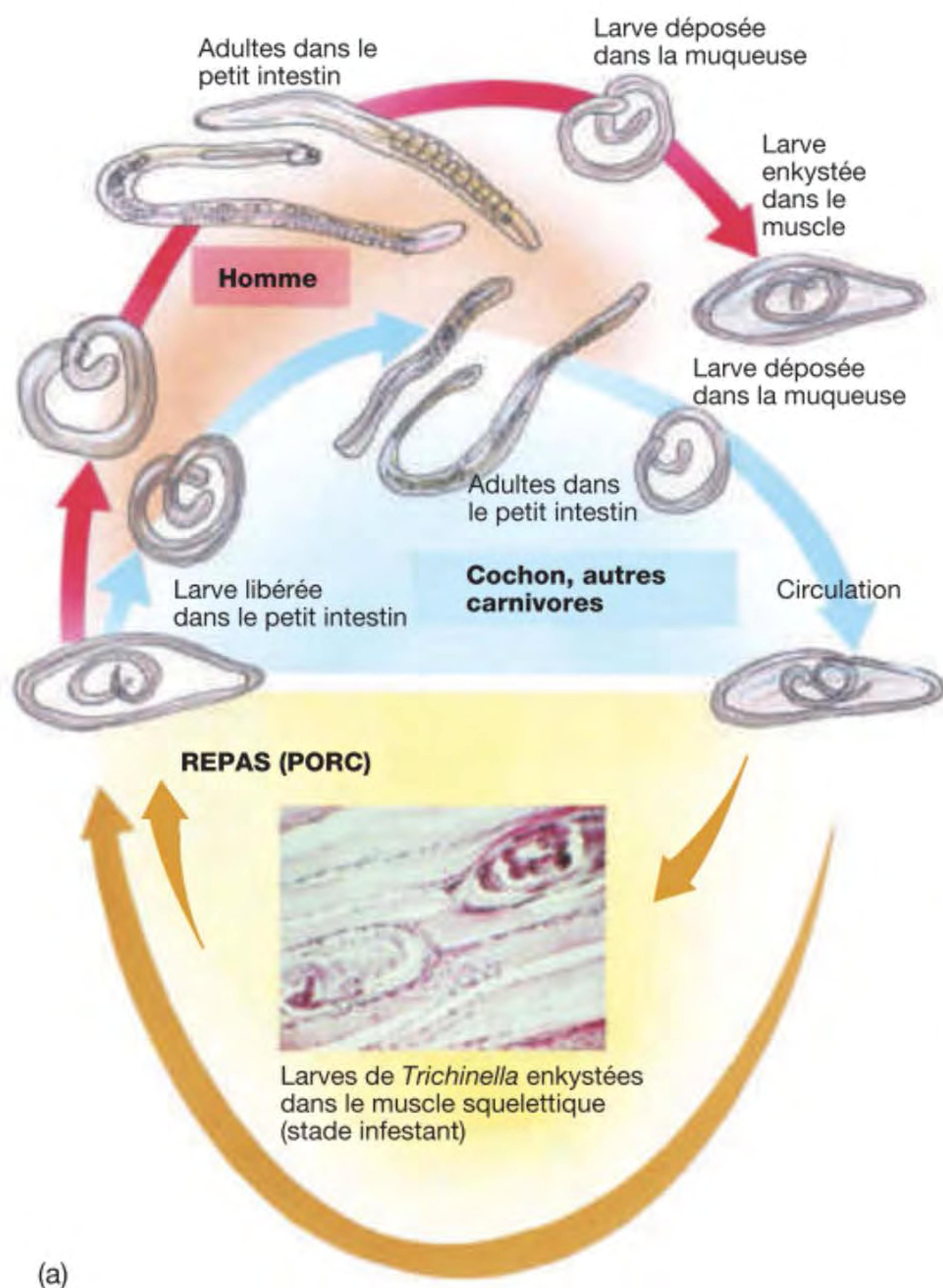
pieds nus à proximité maintiennent le cycle de vie chez l'homme). La larve traverse la peau et atteint le système circulatoire. La suite du cycle est similaire à celui de l'ascaris (*voir Figure 13.10*).

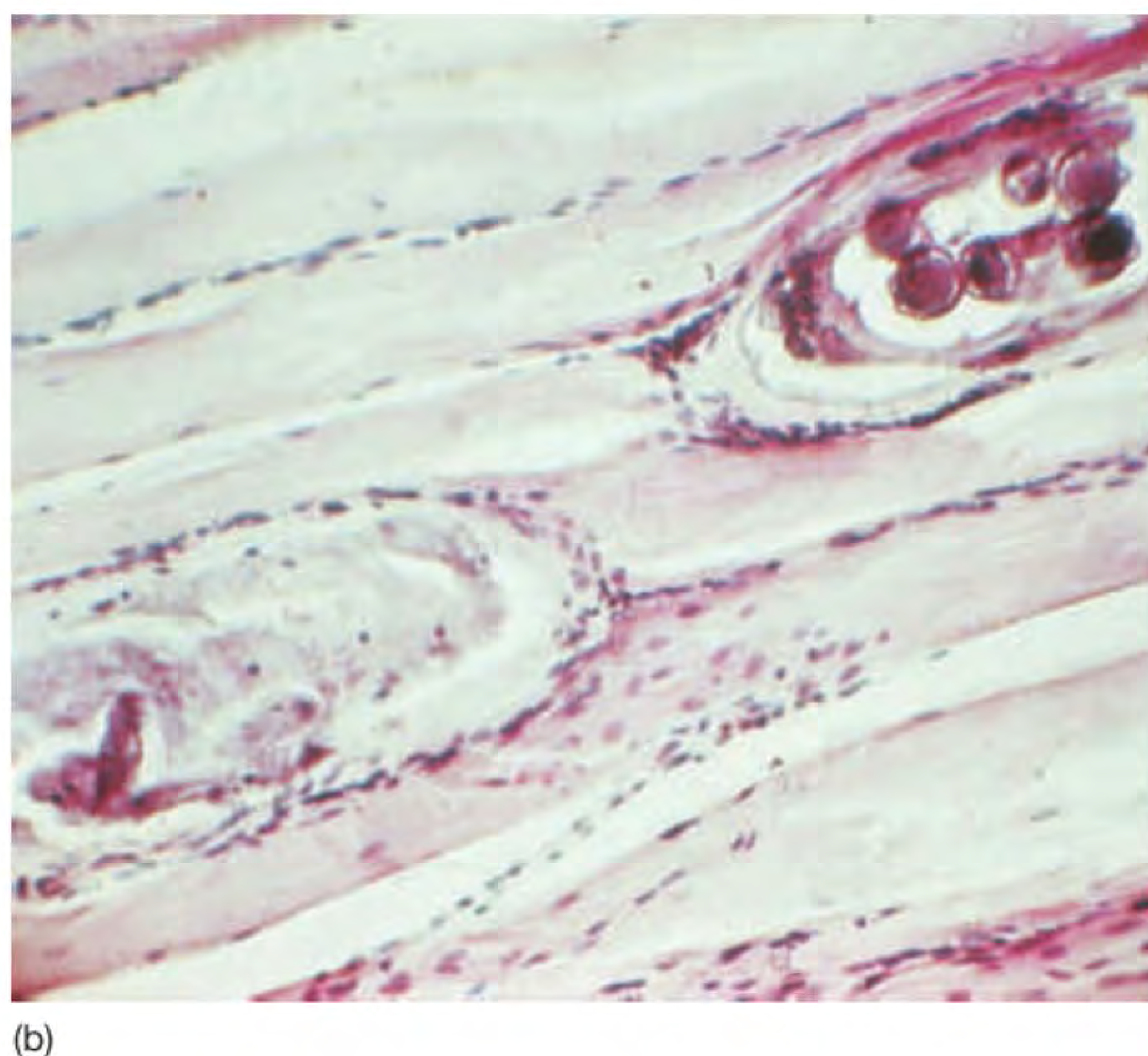
**Trichinella spiralis : *Le ver du porc*** *Trichinella* (Gr. *trichinos*, cheveu) *spiralis* adulte vit dans la muqueuse du petit intestin de l'homme et d'autres carnivores et omnivores (par exemple le cochon). Là, les femelles donnent naissance à de jeunes larves qui entrent dans la circulation et sont transportées dans la musculature squelettique (striée) de l'hôte (Figure 13.13). Les larves s'enkystent et demeurent infestantes pendant plusieurs années. La parasitose que ce nématode provoque est la **trichinose**. Un autre hôte doit ingérer la viande infectée (muscle) pour que le cycle se poursuive. L'homme s'infecte généralement en consommant différents morceaux de porc mal cuits. Une fois ingérée, la larve sort de son kyste dans l'estomac, et poursuit son chemin vers l'intestin où elle mue quatre fois et se métamorphose en adultes.

**Wuchereria spp : *Les filaires*** Dans les régions tropicales, près de 250 millions d'êtres humains sont infectés par les filaires (L. *filarium*, filament, fil). *Wuchereria bancrofti* et *W. malayi* sont deux exemples de filaires parasitant l'homme. Ces nématodes, allongés, de forme filamenteuse, vivent dans le système lymphatique et bloquent les vaisseaux. Les vaisseaux lymphatiques drainant le liquide circulant vers le sang, l'obstruction entraîne une accumulation de liquide dans les tissus périphériques et le gonflement des membres, pathologie connue sous le nom d'**éléphantiasis** (Figure 13.14).

Dans les vaisseaux lymphatiques, les adultes copulent et le développement des œufs produit des larves appelées **microfilaires** (Figure 13.15). Celles-ci sont relâchées dans la circulation de l'hôte et, la nuit, migrent dans les vaisseaux périphériques. Elles peuvent alors être absorbées par un moustique à l'occasion d'une piqûre. Elles migrent dans les muscles thoraciques du moustique, muent deux fois et deviennent infestantes. À la faveur d'un autre repas de sang, le moustique injecte, par sa trompe, dans le sang de l'hôte humain, les larves infestantes du troisième stade. Les deux dernières mues interviennent au moment où elles pénètrent dans les vaisseaux lymphatiques.

*Dirofilaria immitis*, un parasite des chiens, est une filaire répandue aux États-Unis (*voir Figure d'ouverture du chapitre page 220*). Parce que les vers adultes vivent dans le cœur et les artères pulmonaires,



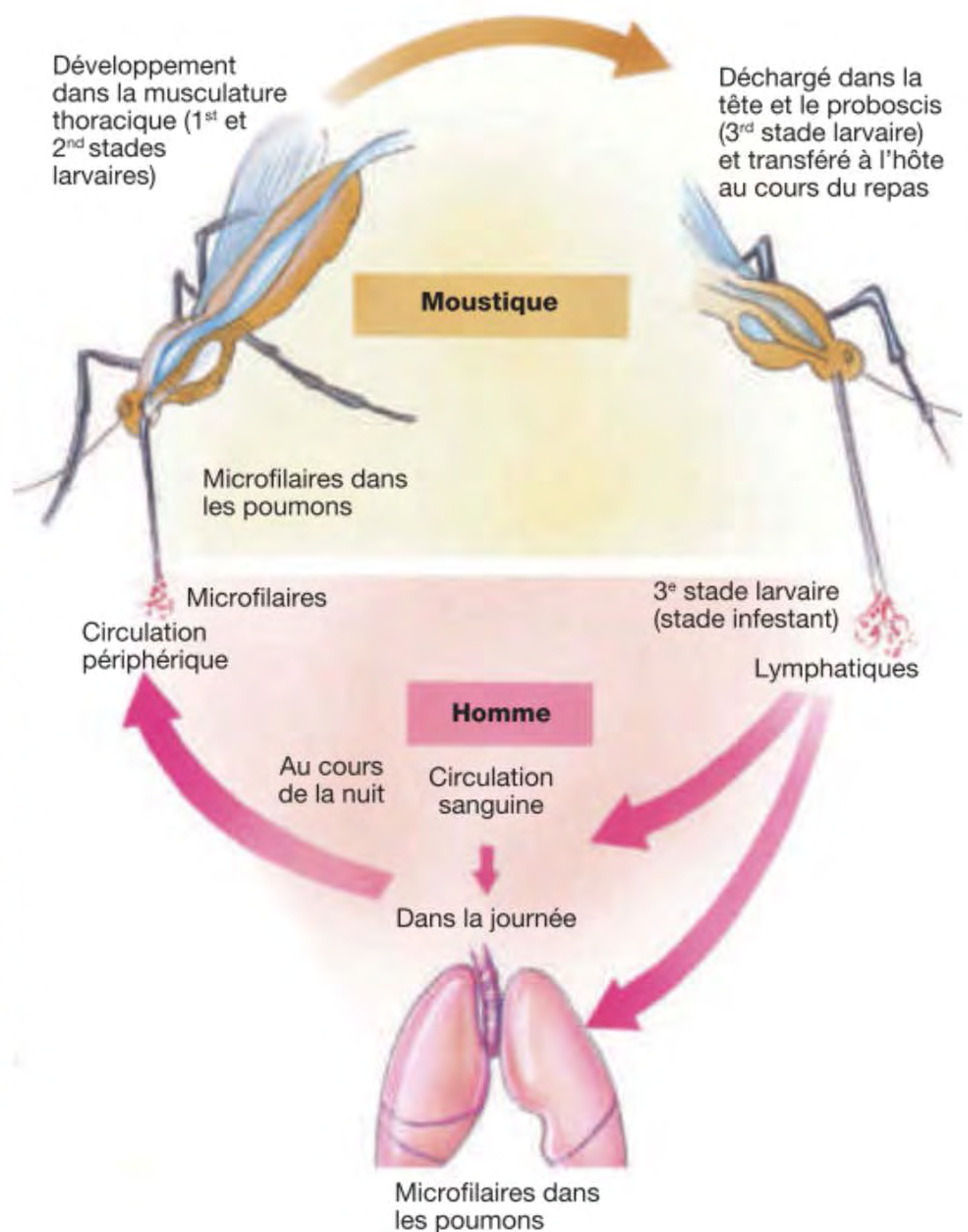

## FIGURE 13.13

**Cycle de vie de *Trichinella spiralis*.** (*a*) Voir texte pour les détails. (*b*) Un agrandissement de l'insert dans (*a*), montrant deux larves enkystées dans le muscle squelettique (MO × 450). *Source : De Centers for Disease Control, Atlanta, GA.*



## FIGURE 13.14

**Eléphantiasis causé par la filaire *Wuchereria bancrofti*.** Cela prend des années pour que l'éléphantiasis atteigne le stade présenté dans la photographie.




## FIGURE 13.15

**Cycle de vie de *Wuchereria* spp.** (Voir détails dans le texte). *Source : De Centers for Disease Control, Atlanta, GA.*

l'infection est désignée comme **maladie du ver du cœur**. Une fois établis, les vers sont difficiles à déloger et leur présence peut être fatale. Une médecine préventive est préconisée pour tous les chiens.

## Phylum des Nématomorphes

Les nématomorphes (Gr. *nema*, fil, filament + *morphe*, forme) constituent un petit groupe (à peu près 250 espèces) de vers allongés communément appelés **vers crins de cheval** ou **vers Gordiens**. Les adultes mènent une vie libre, mais les jeunes sont tous parasites des arthropodes. Ils ont une large distribution dans le monde et peuvent être trouvés à la fois dans les eaux courantes et dans les eaux stagnantes.

Le corps du nématomorphe, comparable à un long filament, n'a pas de tête distincte (Figure 13.16). La paroi comprend successivement, une cuticule très fine, un épiderme avec épaississements longitudinaux et une couche de fibres musculaires longitudinales. Le système nerveux est structuré autour d'un anneau nerveux antérieur et d'un cordon ventral.

Les sexes sont séparés avec deux gonades allongées sur toute la longueur du corps. Après la copulation, les œufs sont déposés dans l'eau. Une petite larve, avec proboscis protrusible armé d'épines et pourvu de stylets terminaux, en éclôt. Elle entre rapidement dans un arthropode (par exemple, un coléoptère, une blatte) soit par effraction soit par ingestion. Dépourvue de système digestif, elle absorbe directement les nutriments à travers sa paroi. Une fois mature, le ver quitte l'hôte si celui-ci est près de l'eau. La maturité sexuelle est atteinte durant la phase adulte libre du cycle.

## Phylum des Kinorhynques

Les kinorhynques sont des vers de petite taille (moins de 1 mm de long), allongés, à symétrie bilatérale et présents uniquement dans les habitats marins, vivant dans la vase et le sable. Dépourvus de ciliature externe et d'appendices locomoteurs, ils fouissent le substrat avec leur « museau » ou introvert. Le nom du phylum fait référence à ce mode locomotion (Kinorhyncha, Gr. *kinein*, mouvement + *rhynchos*, introvert). Le phylum comprend environ 150 espèces connues.

La surface du corps, dépourvue de cils, est divisée en 13 ou 14 unités appelées **zonites** (Figure 13.17). La tête, qui correspond au zonite 1, porte la bouche, un cône oral et des épines. Le cou ou zonite 2 porte des épines appelées **scalides** et des plaques appelées **placides**. La tête peut se rétracter dans le cou. Le tronc correspond aux 11 ou 12 autres zonites et se termine par l'anus. Chaque zonite troncal est hérissé d'une paire d'épines latérales et d'une épine dorsale.

La paroi du corps est faite d'une cuticule, d'un épiderme et de deux paires de muscles : dorsolatérale et ventrolatérale. Le pseudocœlome, vaste, contient des cellules amœboïdes.

Le tube digestif est complet avec bouche, cavité buccale, pharynx musculaire, œsophage, estomac, intestin (site de digestion et



**FIGURE 13.16**

**Phylum des Nématomorphes.** Microphotographie de deux vers adultes (*Gordius* sp), de 25 cm de long chacun. Ces vers ont tendance à s'enrouler l'un autour de l'autre pour former des nœuds compliqués – d'où leur nom de « vers Gordiens » (La légende dit que le Roi Gordius de Phrygie tressa un formidable nœud – le nœud Gordien – et déclara que celui qui pourrait le défaire deviendrait le chef de toute l'Asie. Personne n'en fut capable jusqu'à ce que Alexandre Le Grand le coupa avec son sabre).

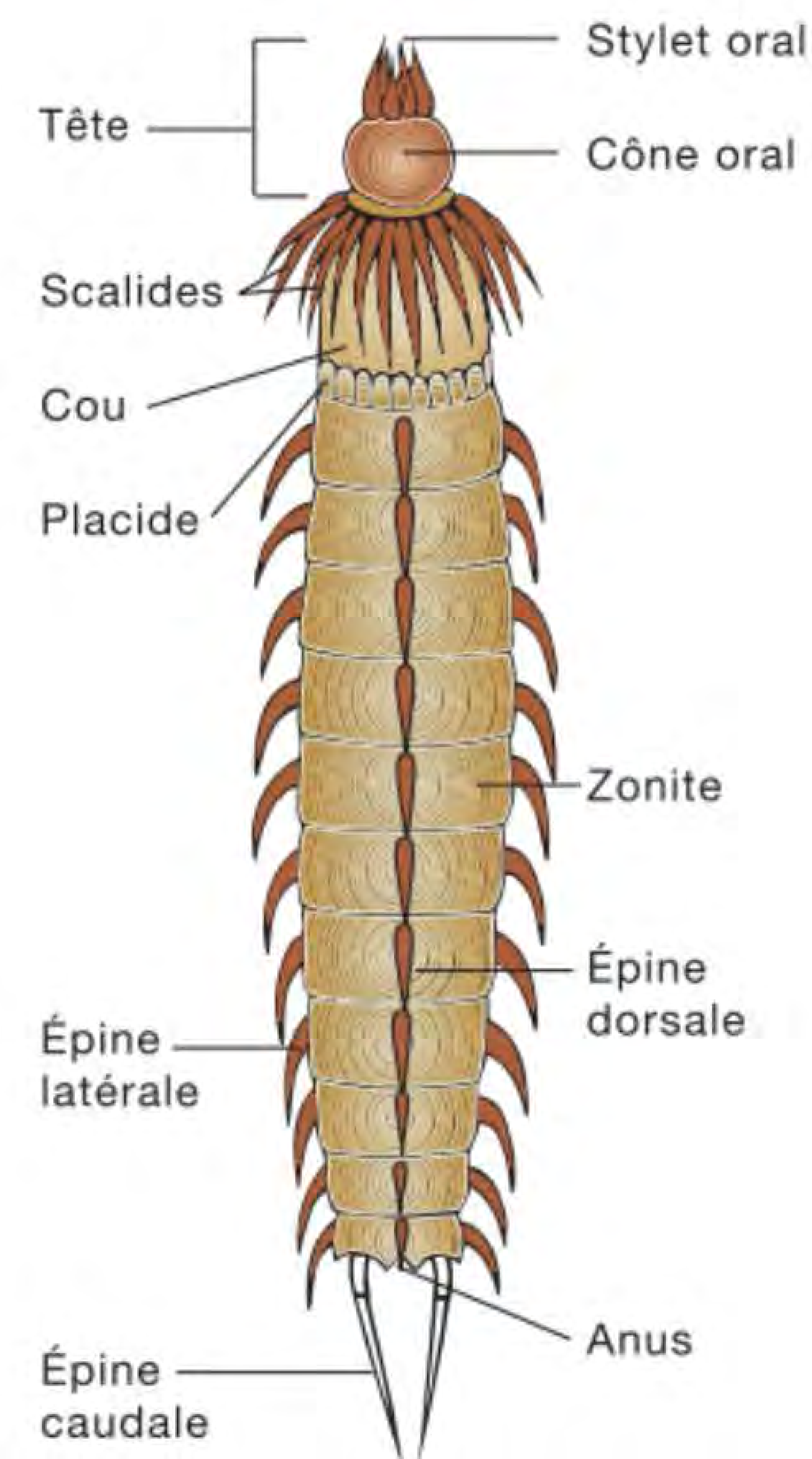



**FIGURE 13.17**

**Phylum des Kinorhynques.** Anatomie externe d'un kinorhynque adulte (vue dorsale).

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

### Que sont les vers ?

Nous avons utilisé le terme « ver » dans le Chapitre 10 dans un sens général – par exemple, vers plats menant une vie libre, vers plats parasites, vers à corps mou, vers ténias, vers de la vessie. C'est dans ce sens aussi que le terme a été utilisé dans ce chapitre : vers ronds, ver du porc, vers filaires, vers crins de cheval ou Gordiens. Dans d'autres chapitres également, vers à gland par exemple. Mais, que sont les vers ? Les vers traités dans ce livre de zoologie peuvent être définis comme des animaux qui ne possèdent pas de pattes, qui ne sont pas recouverts d'une coquille protectrice, ne sont pas des deutérostomiens, ne portent pas un lophophore, ont un corps mou, qui est deux ou trois fois voire beaucoup plus, jusqu'à 15 000 fois plus long que large, qui sont aplatis ou arrondis. Cela signifie que « ver » est un terme populaire indéfini qui est appliqué à tout animal qui n'est pas de toute évidence quelque chose d'autre. Les vers ne constituent donc pas un groupe naturel comme on peut l'attendre d'un groupe défini par plusieurs caractéristiques négatives. C'est un groupe de commodité qui se distingue plus par l'absence d'éléments qui caractérisent les autres phyla que par tout autre chose.

Si l'animal ancestral ressemblait à un ver, comme beaucoup de scénarios phylogénétiques le postulent, il s'en suivrait qu'une grande variété de vers aurait pu évoluer à partir d'un ancêtre vermiforme (L. *vermis*, ver) et que certains de ces vers auraient pu être à l'origine d'animaux non-vers. D'autres scénarios lisent la séquence en direction opposée et font dériver quelques vers d'animaux non-vers.

**Trésor d'une mine d'or : un nouveau ver**

Les organismes unicellulaires sont maintenant connus pour vivre dans la profondeur de la terre, à plus de 9 000 pieds sous la surface, dans des conditions extrêmes. Jusqu'à présent ces conditions étaient supposées incompatibles avec la vie d'organismes multicellulaires comme les vers.

Les géoscientifiques ont récemment fait état de la découverte d'un petit ver multicellulaire (nématode) dans le puits d'une mine d'or en Afrique. Ce nématode, *Halicephalobus mephisto*, n'a que 0,5 mm de long. Il se nourrit de bactéries et peut tolérer des températures supérieures à 38 °C.

d'absorption) et anus. La plupart des kinorhynques se nourrissent de diatomées, d'algues et de matière organique.

Une paire de protonéphridies se localise dans le zonite 11 (N. d. T. en fait, elle est localisée dans le zonite 10 mais s'ouvre dans le zonite 11 par une plaque poreuse). Le système nerveux est composé d'une masse cérébrale et d'une chaîne ventrale flanquée d'un ganglion (masse de cellules nerveuses) dans chaque zonite. Quelques espèces ont des taches oculaires et des soies sensorielles. Les kinorhynques sont dioïques et ont une paire de gonades. Plusieurs aiguillons, impliqués dans la copulation (aiguillons péniens, N. d. T.), entourent le gonopore mâle. Le développement conduit à une larve qui n'a pas tous les zonites. Les larves croissent, muent et acquièrent progressivement la morphologie de l'adulte. Les adultes ne muent pas.

## Phylum des Loricifères

Le phylum des Loricifères (L. *lorica*, habillé d'une armure, carapace + *fero*, porter) a été récemment décrit. Les premiers membres ont été identifiés et nommés en 1983. Ces animaux font partie de la faune interstitielle et vivent dans les espaces entre graviers marins. *Nanoloricus mysticus* en est l'espèce caractéristique. C'est un ver de très petite taille, à symétrie bilatérale avec une tête en pointe ou **introvert**, un thorax et un abdomen entourés de la lorica (Figure 13.18). Les loricifères peuvent rétracter introvert et thorax dans l'extrémité antérieure de la lorica. L'introvert supporte huit stylets oraux qui entourent la bouche. La cuticule de la lorica est périodiquement renouvelée au cours de mues. Le pseudocœlome contient un système digestif court, une masse nerveuse cérébrale et plusieurs ganglions. Les loricifères sont dioïques et pourvus d'une paire de gonades. Les zoologistes ont décrit 14 espèces.

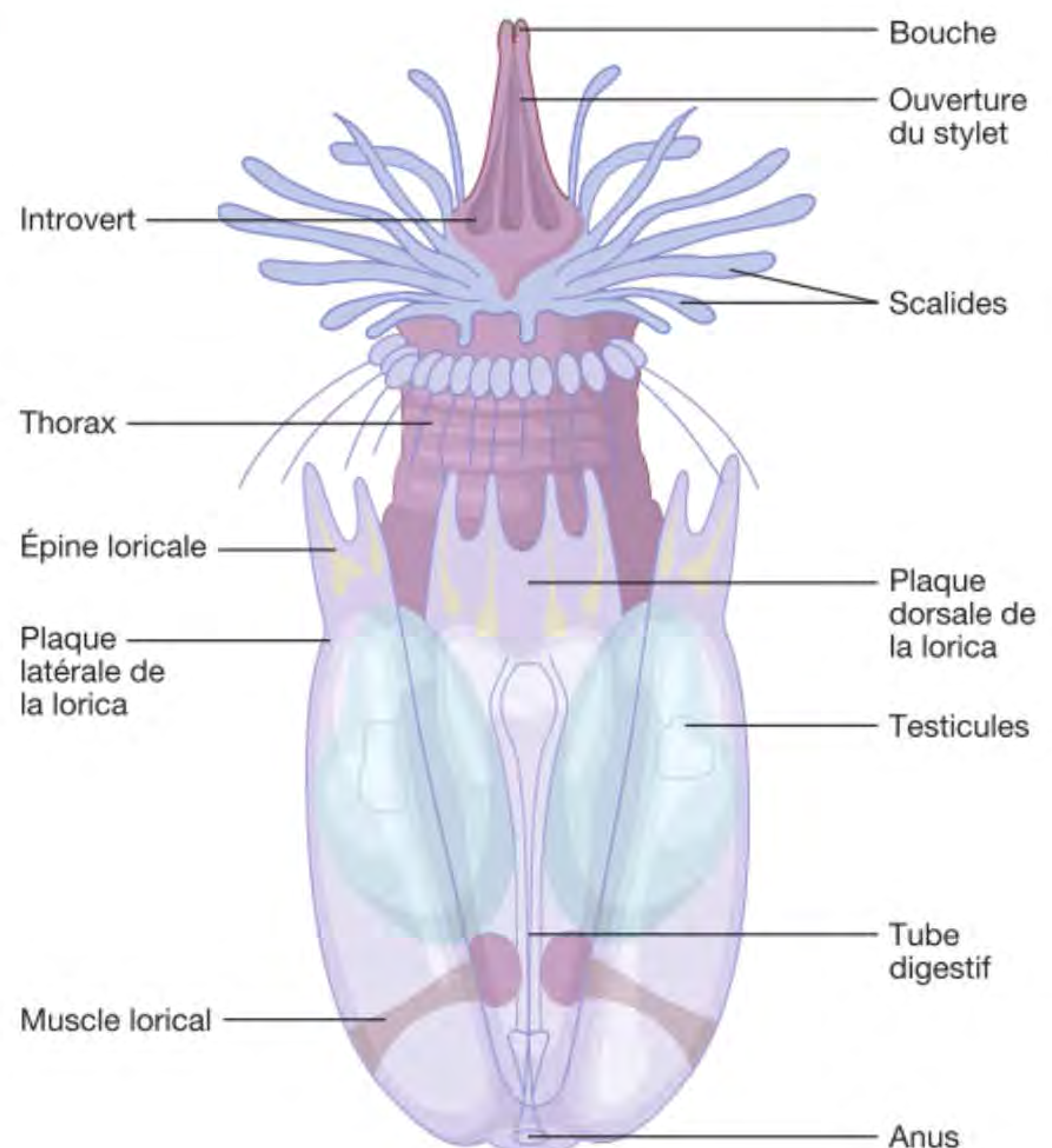



**FIGURE 13.18**

**Phylum des Loricifères.** Vue dorsale de l'anatomie d'un adulte mâle *Nanaloricus*.

## Phylum des Priapulides

Les priapulides (Gr. *priapos*, phallus + *ida*, suffixe ; de *Priapos*, le Dieu grec de la reproduction, symbolisé par le pénis) sont un petit groupe (seulement 16 espèces) de vers marins trouvés dans les eaux froides. Ils vivent enfouis dans la vase ou le sable du plancher où ils se nourrissent d'annélides de petite taille et d'autres invertébrés.

Leur corps, de 2 mm à environ 8 cm de long, a une section transversale cylindrique (Figure 13.19). La partie antérieure est un

introvert (proboscis) qui peut être rétracté, dans la partie postérieure allongée ou tronc. L'introvert, entouré d'épines, est un outil de fouissage. Le corps est recouvert d'une fine cuticule hérissée d'épines et le tronc présente une annélation superficielle. Un tractus digestif rectiligne est suspendu dans un vaste pseudocœlome qui fonctionne comme squelette hydrostatique. Chez quelques espèces, le pseudocœlome contient des cellules amœboïdes qui interviendraient probablement dans le transport des gaz. Le système nerveux comprend un anneau nerveux disposé autour du pharynx et une simple corde nerveuse ventrale en position sagittale. Les sexes sont séparés sans dimorphisme apparent. Une paire de gonades est suspendue dans le pseudocœlome et partage un conduit commun avec la protonéphridie. Le conduit s'ouvre près de l'anus et les gamètes sont dispersés dans la mer. La fécondation est externe, les œufs tombent éventuellement sur le fond où les larves se transforment progressivement en adultes. La cuticule est régulièrement renouvelée tout au long de la vie. L'espèce la plus commune est *Priapulus caudatus*.

## Synthèse de la section 13.4

Le caractère commun qui unifie tous les ecdysozoaires est le fait de muer. La structure filiforme type cheveu de certains de ces vers est si frappante que certaines espèces aquatiques (les nématomorphes) étaient fermement supposées provenir des poils d'une queue de cheval d'un abreuvoir ou autres réserves d'eau. De plus, les nématodes sont des bilatériens, non segmentés pourvus de muscles longitudinaux mais pas de muscles circulaires. *Les cycles de vie typiques des nématodes sont représentés dans les Figures 13.10 à 13.15.*

***Quel est le moyen moderne le plus efficace pour lutter contre la propagation des nématodes intestinaux humains ?***

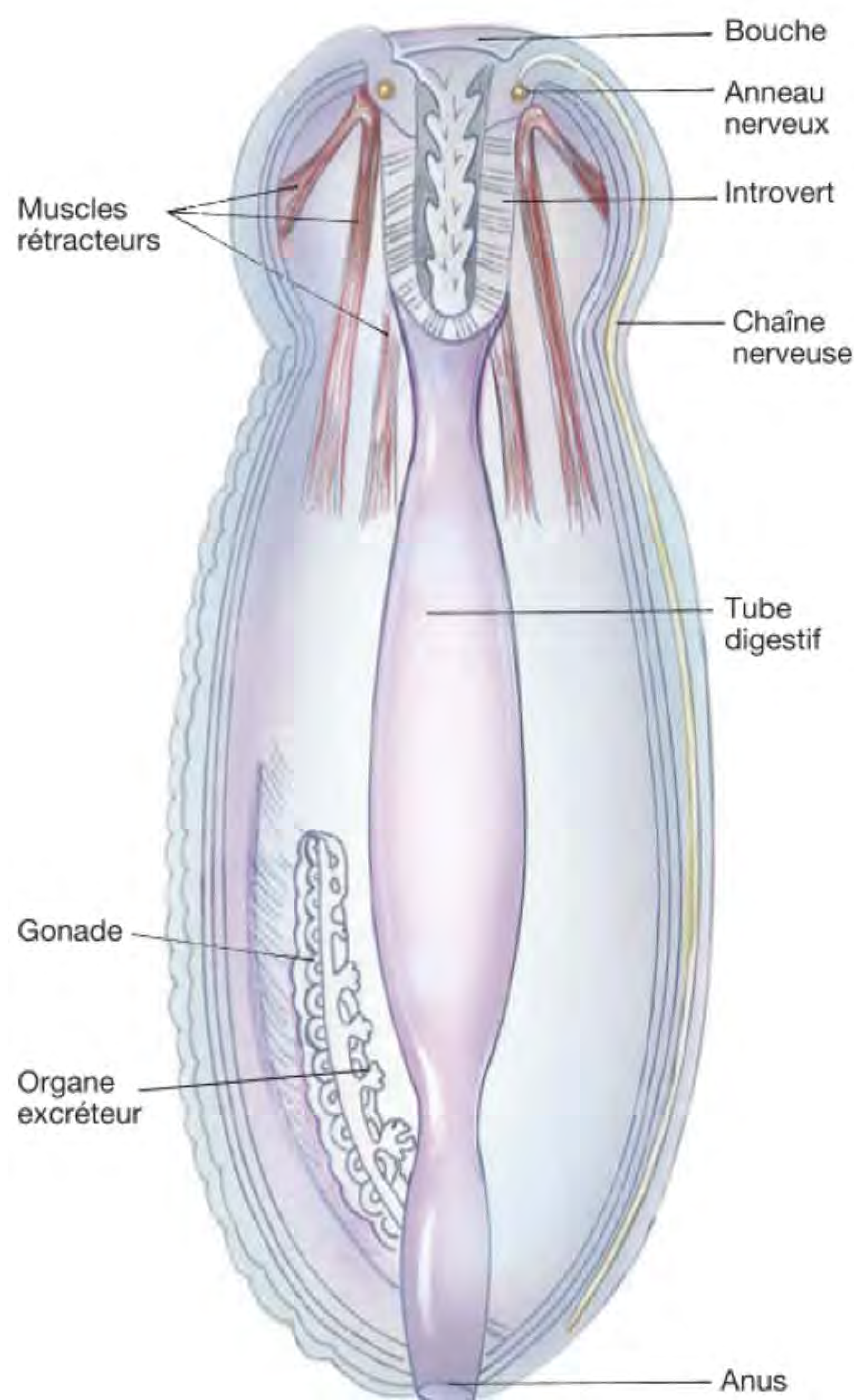



**FIGURE 13.19**

**Phylum des Priapulides.** Anatomie du priapulide *Priapulus caudatus*, avec l'introvert invaginé dans le corps.

# 13.5 Considérations phylogénétiques supplémentaires

## Compétence à acquérir

1. Expliquer pourquoi les zoologistes pensent que les kinorhynques, les loricifères et les priapulides sont probablement apparentés.

Les aschelminthes constituent indéniablement un assemblage d'animaux divers. Malgré la présence d'une cuticule, d'un pseudocœlome, d'un pharynx musculaire et de glandes adhésives, les différents phyla ne peuvent pas être définis par des caractères distinctifs.

Les rotifères partagent certains caractères avec les acœlomates. Les protonéphridies des rotifères ressemblent étroitement à celles de certains turbellariés d'eau douce et les zoologistes admettent que les rotifères sont apparus dans ce type de milieu. Les vers plats et les rotifères ont des ovaires et des vitellaria séparés. Les origines de rotifères doivent être recherchées parmi les tout premiers acœlomates avec lesquels ils ont dû partager un ancêtre métazoaire bilatérien commun.

Les Kinorhynques, Loricifères et Priapulides ont tous une extrémité antérieure épineuse qui peut se rétracter ; ainsi sont-ils sans doute apparentés. Les Loricifères et les Kinorhynques semblent l'être plus étroitement.

Les affinités des nématodes avec les autres phyla sont vagues. Aucun autre groupe vivant leur est apparemment proche. Les nématodes ont probablement évolué dans les habitats d'eau douce puis ont colonisé les océans et les sols. Les nématodes ancestraux devaient être sessiles, attachés par leur extrémité postérieure et avec l'extrémité opposée projetée et libre dans l'eau. Leur cuticule, les structures impliquées dans la nutrition et les habitudes nutritives ont probablement pré-adapté ces vers au parasitisme. De fait, les espèces menant une vie libre ont pu devenir parasites sans changements anatomiques ou physiologiques notables.

Les nématomorphes doivent être plus apparentés aux nématodes qu'à n'importe quel autre groupe sur la base de caractères partagés comme la forme cylindrique du corps, la présence d'une cuticule, le fait d'être dioïques et sexuellement dimorphiques. Toutefois, la ressemblance entre les larves de certains d'entre eux et celle des priapulides pose problème et soulève la question de leur affinité exacte avec les nématodes.

## Synthèse de la section 13.5

Les kinorhynques, loricifères et priapulides sont probablement apparentés en raison du fait qu'ils sont tous pourvus d'une extrémité antérieure épineuse qui peut se rétracter. Les relations entre les autres aschelminthes sont incertaines.

***Quelle preuve permet de supposer que les nématomorphes et les nématodes sont apparentés ?***

## Résumé

**13.1 Perspective évolutive**

Les affinités phylogénétiques entre les sept phyla et avec les autres phyla sont incertaines.

**13.2 Caractéristiques générales**

Les aschelminthes regroupent sept phyla par convenance. La plupart ont un pseudocœlome bien défini, un nombre constant de cellules ou de noyaux (eutélie), des protonéphridies et un tube digestif complet avec un pharynx bien développé. Ils n'ont pas d'appareil respiratoire et d'appareil circulatoire. Une cuticule soumise à renouvellement par mue recouvre le corps. La musculature de la paroi est exclusivement représentée par des fibres longitudinales.

**13.3 Aschelminthes qui ne muent pas (Phyla des Lophotrochozoaires)**

Les rotifères, dans leur grande majorité, habitent les eaux douces. La tête de ces animaux porte une couronne ciliée originale et unique qui est impliquée dans la locomotion et la capture de la nourriture. Les mâles sont plus petits que les femelles et inconnus chez quelques espèces. Les femelles peuvent se développer parthénogénétiquement.

**13.4 Aschelminthes qui muent (Phyla des Ecdysozoaires)**

Les acanthocéphales sont connus comme vers à tête épineuse en raison de leur proboscis qui porte des épines. Tous sont des parasites de vertébrés.

Les nématodes vivent dans les milieux aquatiques et terrestres. Beaucoup sont parasites et ont une importance médicale et pour l'agriculture. Ce sont tous des animaux longs, minces et à section transversale circulaire. Ils sont dioïques. Les kinorhynques sont des vers de petite taille qui peuplent les habitats marins. Leur corps est composé de 13 zonites qui ont des écailles cuticulaires, des plaques et des épines.

Les nématomorphes sont semblables à des filaments et mènent une vie libre en eau douce. Ils n'ont pas de système digestif.

Le phylum des Loricifères a été décrit en 1983. Ces animaux microscopiques ont une tête épineuse et un thorax. Ils vivent dans les graviers d'environnements marins.

Le phylum des priapulides ne renferme que seize espèces de vers ayant la forme de concombres qui fouissent les fonds vaseux ou sableux d'habitats marins.

**13.5 Considérations phylogénétiques supplémentaires**

Les aschelminthes constituent un assemblage d'animaux divers sans caractères distinctifs pour chacun des phyla.

## Questions de révision sur les concepts

1. Laquelle des affirmations suivantes est la caractéristique majeure des aschelminthes ?
   a. Ils possèdent une cavité corporelle remplie de liquide.
   b. Ils sont structurés autour des trois feuillets embryonnaires : ectoderme, endoderme et mésoderme.
   c. Ils ont tous un tube digestif complet.
   d. Tous les membres ont une croissance discontinue par mues.
   e. Tous les membres sont de taille microscopique.
2. Beaucoup d'aschelminthes sont eutéliques (nombre constant de cellules)
   a. Vrai.
   b. Faux.
3. Lesquels des aschelminthes suivants ne muent pas ?
   a. Rotifères
   b. Acanthocéphales
   c. Nématodes
   d. À la fois a et b
   e. a, b et c
4. Laquelle des affirmations suivantes est FAUSSE en ce qui concerne les membres du phylum des Rotifères ?
   a. Ils sont triploblastiques, bilatéraux et non segmentés.
   b. Ils ont une cuticule bien développée.
   c. Ils ont des protonéphridies avec des cellules-flammes.
   d. La reproduction sexuée avec mâles et femelles est commune.
5. Laquelle des affirmations suivantes est FAUSSE en ce qui concerne les membres du phylum des Nématodes ?
   a. Ils ont la forme de vers.
   b. Ils ont un tube digestif complet.
   c. La paroi du corps renferme des fibres musculaires circulaires et longitudinales.
   d. Ils ont des cellules rénettes et des tubules collecteurs.
   e. Ce sont des pseudocœlomates.

## Questions d'analyse et d'application

1. Discutez comment la structure de la paroi du corps limite les changements de forme chez les nématodes.
2. Quelles caractéristiques séparent les nématomorphes des nématodes ? Quelles sont celles que les nématomorphes partagent avec les nématodes ?
3. En quoi les Kinorhynques ressemblent-ils aux nématodes ? aux rotifères ?
4. Comment les nématodes sont-ils apparentés aux rotifères ?
5. Quels sont les facteurs environnementaux qui favorisent la production de femelles mictiques chez les rotifères monogonontes ?



# 14

# Les arthropodes : modèles de réussite

## Plan du chapitre



## 14.1 Perspective évolutive

### Compétences à acquérir

1. Décrire les caractéristiques des membres du phylum des Arthropodes.
2. Expliquer les relations phylogénétiques établies entre les arthropodes et les autres phyla.

Quelle espèce animale compte le plus grand nombre d'individus ? La réponse ne peut être qu'une estimation ; toutefois, plusieurs zoologistes prétendront que l'une des nombreuses espèces de petits crustacés (1 à 2 mm) appelés copépodes, qui vivent dans les lacs et les océans méritent cet honneur. Les copépodes ont connu un très grand succès en se nourrissant de l'importante production photosynthétique des lacs et des océans (Figure 14.1). Après seulement 20 minutes de remorquage d'un filet à plancton derrière un bateau se déplaçant lentement (au bon endroit et au bon moment de l'année) peuvent être récoltés plus de trois millions de copépodes – assez pour remplir complètement un seau de deux gallons (8 litres environ) ! Les copépodes représentent la nourriture des poissons comme les harengs, les sardines, les maquereaux ainsi que les requins-baleines et de grands mammifères, la baleine bleue et les apparentés. Les êtres humains bénéficient de la production des copépodes en mangeant les poissons qui se sont nourris de copépodes. Malheureusement, nous n'utilisons qu'une petite fraction de l'énergie nutritive de ces animaux. Malgré le fait que la moitié des êtres humains n'a pas de protéines dans le régime alimentaire, une grande partie des harengs et des sardines attrapés est transformée en farine de poisson pour nourrir la volaille et les porcs. En mangeant de la volaille ou de la viande de porc, nous perdons plus de 99 % de l'énergie présente au départ dans les copépodes !

Les copépodes sont un des nombreux groupes qui font partie du phylum des arthropodes (Gr. *arthro*, *articulation* + *podos*, pied). Écrevisses, homards, araignées, mites, scorpions et insectes sont aussi des arthropodes. Les zoologistes ont à peu près décrit 1 million d'espèces d'arthropodes et estiment que 30 à 50 millions d'espèces ne l'ont pas encore été. Dans ce chapitre et dans le Chapitre 15 nous découvrirons les différentes façons qui ont amené certains arthropodes à être considérés comme les animaux qui ont le plus de succès.

Les caractéristiques de ce phylum peuvent être ainsi résumées :

1. Métamérie modifiée par la spécialisation des régions du corps pour la réalisation de fonctions spécifiques (tagmatisation)
2. Exosquelette chitineux qui assure soutien et protection et est modifié pour former des structures sensorielles
3. Appendices pairs et articulés
4. Croissance par ecdysis ou mue
5. Système nerveux ventral
6. Cœlome réduit à des cavités entourant les gonades et parfois les organes excréteurs
7. Système circulatoire ouvert dans lequel le sang est libéré dans des espaces tissulaires (hémocœle) dérivés du blastocœle
8. Tractus digestif complet
9. Métamorphose souvent présente et réduisant la compétition entre les stades immatures et les adultes



**FIGURE 14.1**

**L'animal le plus abondant ?** Les copépodes sont abondants dans les océans et les eaux douces de par le monde et ont une place importante dans les réseaux alimentaires aquatiques.

## Classification et relations avec les autres animaux

Comme discuté dans le Chapitre 12, l'interprétation traditionnelle considérait les arthropodes et les annélides comme étroitement apparentés. Le partage de certaines caractéristiques de protostomiens, comme la formation du cœlome par schizocœlie et le développement de la bouche à partir du blastopore ainsi que l'organisation métamérique étaient des arguments en faveur d'un ancêtre commun. Les données récentes apportées par la biologie moléculaire sont en contradiction avec ce point de vue. L'intégration des annélides dans les lophotrochozoaires, avec les mollusques et d'autres, a été discutée dans les Chapitres 11 et 12. Les arthropodes sont maintenant considérés par beaucoup de zoologistes comme membres des Ecdysozoaires et apparentés aux Nématodes, Nématomorphes, Kinorhynques et autres (Figure 14.2 et *voir Chapitre 13*). Les synapomorphies de ce clade incluent la cuticule, la perte de cils épidermiques et le renouvellement de la cuticule avec rejet au cours d'un processus appelé ecdysis. Comme cela a été discuté dans le Chapitre 12, la convergence évolutive de l'organisation métamérique du corps dans trois phyla – Annélides, Arthropodes et Chordés – signifie que ce type d'organisation a dû émerger au moins trois fois au cours de l'évolution animale et a influencé de façon majeure l'évolution des formes du corps des animaux.

Il y a eu une explosion d'informations nouvelles concernant les relations à l'intérieur du phylum des Arthropodes qui ont conduit les zoologistes à réexaminer les hypothèses courantes et anciennes sur la phylogénie de ces animaux. Tout le monde est actuellement d'accord pour considérer ce groupe comme monophylétique et divise les formes actuelles en quatre sous-phyla : Chélicérates, Crustacés, Hexapodes et Myriapodes. Tous les membres d'un cinquième sous-phylum, celui des Trilobitomorphes, sont éteints (Tableau 14.1). Les informations relatives aux relations entre les sous-phyla sont discutées à la fin du Chapitre 15. Ce chapitre traite des Trilobitomorphes, Chélicérates et Crustacés et le Chapitre 15 s'intéressera aux Myriapodes et aux hexapodes.

Enfin, le sous-phylum des Chélicérates contient un groupe d'organismes connus sous le nom d'araignées de mer (classe des Pycnogonides). Comme nous le verrons, la position de ce groupe au sein des chélicérates et des arthropodes pose problème et fait l'objet de débats. Certaines autorités pensent que les pycnogonides sont suffisamment distincts des chélicérates pour les en séparer. Dans ce cas, le terme de Chelicériformes est employé pour désigner le sous-phylum qui inclut deux classes, celle des Pycnogonides et celle des Chélicérates. Les Mérostomes et les Arachnides deviennent des sous-classes des Chélicérates.

### Synthèse de la section 14.1

Le phylum des Arthropodes renferme les écrevisses, les homards, les araignées, les insectes et autres. Les arthropodes sont caractérisés par une organisation métamérique et la tagmatisation, un

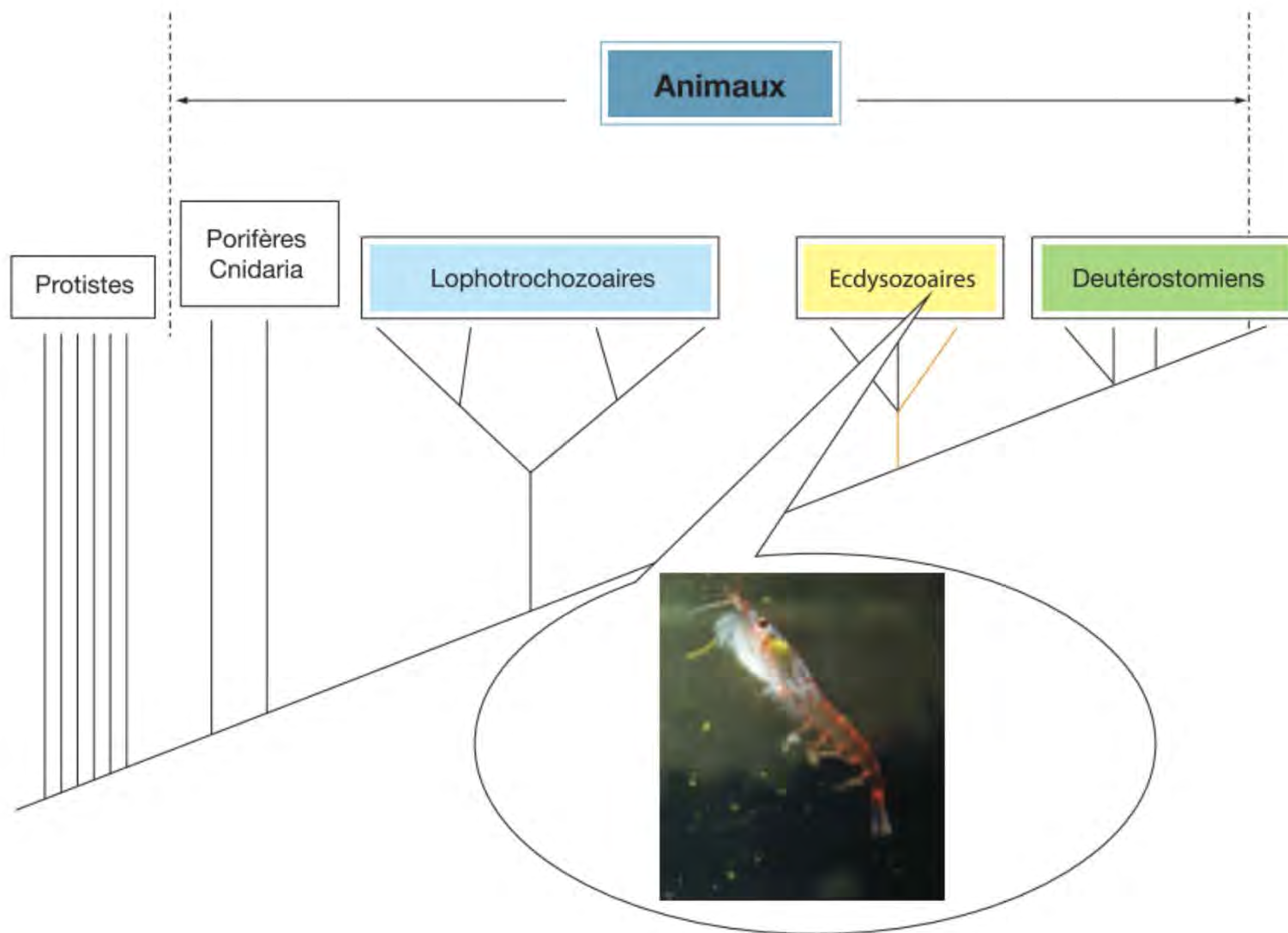



**FIGURE 14.2**

**Relations évolutives établies entre les Arthropodes et les autres animaux.** Cette figure propose une interprétation des relations possibles entre les Arthropodes et les autres membres du règne animal. Les preuves sont apportées par la biologie du développement et la biologie moléculaire. Les Arthropodes font partie des Ecdysozoaires avec les Nématodes, les Nématomorphes, les Onychophores et d'autres (*voir intérieur de la page de couverture*). Le phylum comprend environ 1 million d'espèces. Le krill de l'Antarctique (*Euphausia superba*) est membre du sous-phylum des Crustacés – un des quatre sous-phyla d'arthropodes actuellement représentés. Cet animal est le plus grand de toutes les espèces de krill (plus de 6 cm). Le krill de l'Antarctique occupe une position critique dans le réseau alimentaire de l'Antarctique, servant de nourriture pour six espèces de baleines et une variété de poissons de l'Antarctique, d'oiseaux de mer et d'invertébrés.

exosquelette chitineux et des appendices pairs articulés. En tant qu'ecdysozoaires, ils sont plus apparentés aux nématodes, nématomorphes et autres animaux qui renouvellent leur cuticule au cours de leur croissance. Cinq, peut-être six, sous-phyla d'arthropodes ont été décrits.

***Pourquoi la métamérisation, qui est commune aux Annélides et aux Arthropodes, n'a-t-elle pas été longtemps considérée comme preuve de liens étroits entre ces deux phyla ?***

## 14.2 Métamérisation et tagmatisation

### Compétence à acquérir

1. Comparer l'organisation métamérique de l'arthropode et de l'annélide.

Quatre aspects de la biologie des arthropodes ont contribué à leur succès. L'un est la métamérie. Cette organisation est plus évidente extérieurement car le corps de l'arthropode est souvent composé de séries de segments similaires, chacun d'eux portant une paire d'appendices (*voir Figure 13.4c*). Intérieurement, toutefois, les septa ne sont pas présents et la plupart des systèmes organiques n'ont pas d'arrangement métamérique. La raison de la perte de la métamérie interne reste très spéculative ; toutefois, la présence de compartiments hydrostatiques agencés métamériquement a peu d'intérêt pour des animaux qui sont enfermés dans un squelette externe rigide (discuté dans la section suivante).

L'organisation métamérique, comme cela a été dit dans le Chapitre 12, autorise la spécialisation de régions du corps dans la réalisation de fonctions déterminées. Cette spécialisation porte le nom de tagmatisation. Chez les arthropodes, des régions du corps appelées tagmes sont spécialisées pour la nutrition et la perception sensorielle, la locomotion et les fonctions viscérales.

### Synthèse de la section 14.2

La métamérisation des arthropodes est plus évidente extérieurement où la segmentation est visible et modifiée par tagmatisation. La métamérie interne est réduite.

***En quoi la métamérie des arthropodes est-elle différente de celle des Annélides (voir Chapitre 12) ?***

## TABLEAU 14.1
### Classification du phylum des Arthropodes

**Phylum des Arthropodes**
Animaux métamérisés et tagmatisés, possédant un exosquelette articulé et un système nerveux ventral.

**Sous-phylum des Trilobitomorphes**
Marins, tous éteints ; ont vécu du Cambrien au Carbonifère ; corps subdivisé en trois lobes longitudinaux ; tête, thorax et abdomen présents ; une paire d'antennes et des appendices biramés.

**Sous-phylum des Chélicérates**
Corps généralement subdivisé en prosoma et opisthosoma ; appendices de la première paire pointus ou ayant la forme de pinces (chélicères) et utilisés pour la nutrition.

**Classe des Mérostomes**
Marins, avec branchies « livres » sur l'opisthosoma. Deux sous-classes : Euryptérides, un groupe éteint d'arthropodes appelés les scorpions d'eau géants, et Xiphosures, les crabes fers à cheval. *Limulus*.

**Classe des Arachnides**
La plupart terrestres, avec des poumons « livres », des trachées ou les deux ; habituellement quatre paires de pattes locomotrices chez les adultes. Araignées, scorpions, tiques, mites, faucheurs ou opilions et autres.

**Classe des Pycnogonides**
Abdomen réduit ; pas de structures respiratoires et excrétrices spécialisées ; quatre à six paires de pattes locomotrices ; communs dans tous les océans. Araignées de mer.

**Sous-phylum des Crustacés**
La plupart aquatiques, tête avec deux paires d'antennes, une paire de mandibules et deux paires de maxilles ; appendices biramés.

**Classe des Rémipèdes**
Crustacés troglodytes du bassin des Caraïbes, de l'Océan Indien, des îles Canaries et d'Australie ; corps comportant approximativement 30 segments qui portent, uniformément, des appendices biramés.

**Classe des Céphalocarides**
Crustacés marins de petite taille (3 mm) porteurs d'appendices uniformément triramés, aplatis en forme de feuilles.

**Classe des Branchiopodes**
Aplatis, appendices foliacés impliqués dans la respiration, la nutrition par filtration et la locomotion, trouvés principalement dans les eaux douces. Crevettes fées, crevettes de saumure, crevettes palourdes, puces d'eau.

**Classe des Malacostracés**
Appendices modifiés pour ramper, manger, nager. Homards, écrevisses, crabes, crevettes, krill, isopodes (terrestres).

**Classe des Maxillopodes**
Cinq métamères céphaliques, six thoraciques et quatre abdominaux plus un telson ; segments thoraciques fusionnés de façon variée avec la tête ; segments abdominaux dépourvus d'appendices typiques ; souvent réduit. Barnacles et copépodes.

**Sous-phylum des Hexapodes**
Corps divisé en tête, thorax et abdomen ; cinq paires d'appendices céphaliques ; trois paires d'appendices thoraciques uniramés. Insectes et leurs apparentés.

**Sous-phylum des Myriapodes**
Corps divisé en tête et tronc ; quatre paires d'appendices céphaliques ; appendices uniramés. Millipèdes et centipèdes.

# 14.3 L'exosquelette

## Compétences à acquérir

1. Décrire la structure de l'exosquelette ou cuticule.
2. Préciser l'influence que l'exosquelette a eue sur l'évolution des arthropodes.

Un squelette externe, articulé, appelé **exosquelette** ou **cuticule**, enveloppe les arthropodes. Sa présence est souvent citée comme élément majeur de leur succès. C'est une structure de support, de protection, qui, par son imperméabilité, empêche les pertes d'eau et qui forme un système de leviers pour l'attachement des muscles et le mouvement.

L'exosquelette recouvre la surface du corps et les invaginations de la paroi comme les régions antérieure et postérieure du tractus digestif. Elle est inerte, sécrétée par la couche simple de cellules épidermiques (Figure 14.3). L'épiderme est parfois appelé hypoderme car, recouvert par la cuticule, il n'est pas directement exposé à l'air ou à l'eau.

L'exosquelette est structuré autour de deux couches principales (subdivisée en sous-couches). L'épicuticule est la plus externe. Composée de cires et de lipoprotéines, elle est imperméable à l'eau et constitue une barrière pour les microorganismes et les pesticides. La couche située sous l'épicuticule porte le nom de procuticule et représente la masse la plus importante. (Chez les crustacés, la procuticule est parfois appelée endocuticule) (N. d. T. la plupart des ouvrages de biologie animale subdivisent la procuticule en exocuticule et endocuticule, celle-ci constituant donc la couche la plus interne). La procuticule est composée de **chitine**,

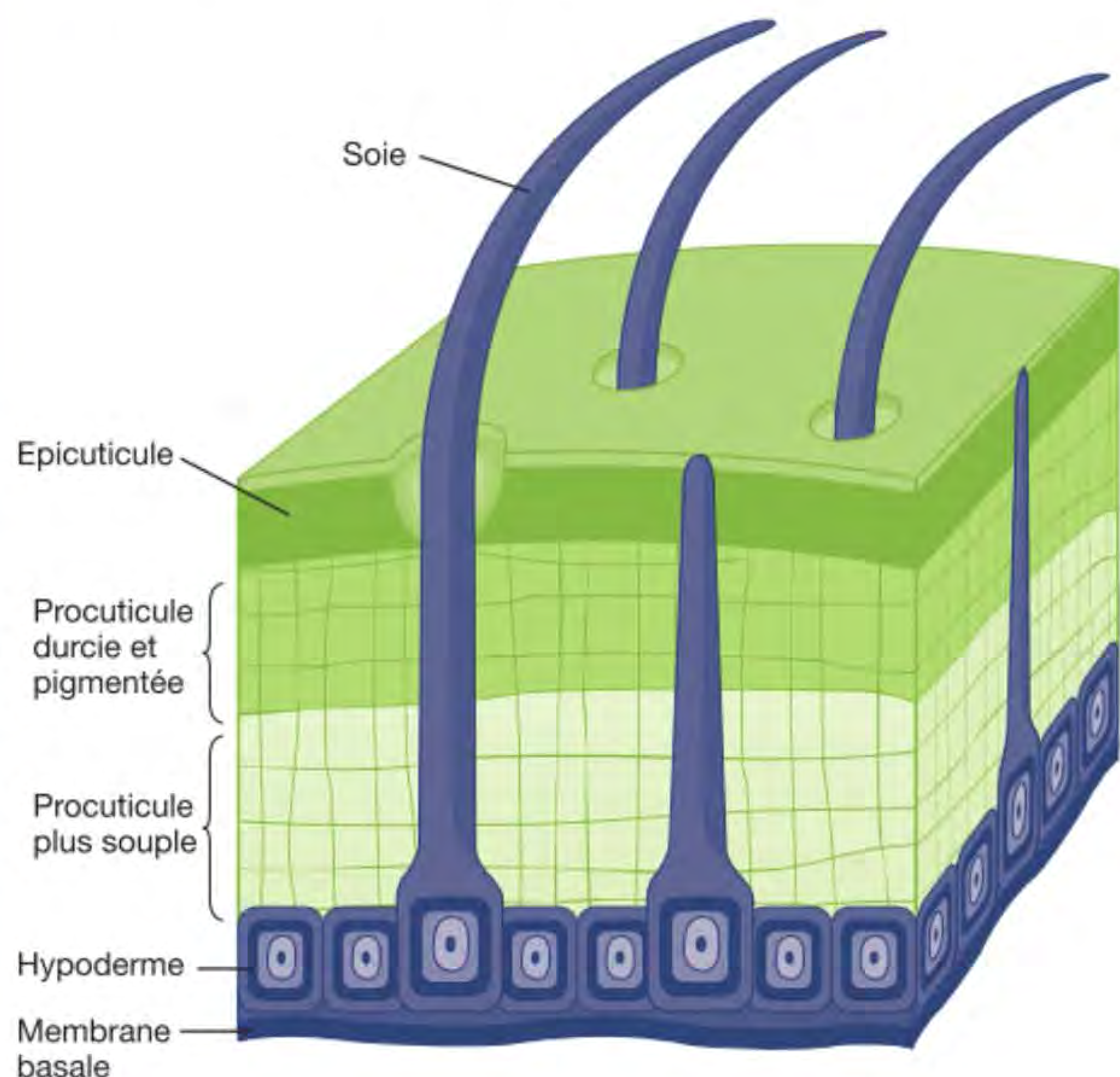



**FIGURE 14.3**

**Exosquelette d'arthropode.** L'épicuticule composée de cires de nature lipoprotéique est imperméable à l'eau. Le dépôt de carbonate de calcium et/ou la sclérotinisation durcit la couche externe de la procuticule. La chitine, un polysaccharide et plusieurs sortes de protéines constituent l'essentiel de la procuticule. L'hypoderme sécrète la totalité de l'exosquelette.

un polysaccharide résistant et de plusieurs sortes de protéines. La procuticule est endurcie par un processus de sclérotinisation et, parfois, par une imprégnation avec du carbonate de calcium. La sclérotinisation résulte d'un mécanisme de tannage à l'issue duquel les protéines des différentes sous-couches sont chimiquement liées les unes aux autres – entraînant le durcissement et l'assombrissement de l'exosquelette. Chez les insectes et la plupart des arthropodes le tannage caractérise les protéines de la région supérieure de la procuticule (c'est-à-dire l'exocuticule N. d. T.). L'exosquelette des crustacés est durci par sclérotinisation et par dépôt de carbonate de calcium dans la région moyenne de la procuticule. Certaines protéines donnent à l'exosquelette son élasticité. La déformation de l'exosquelette stocke l'énergie des activités comme les battements d'ailes et le saut. La portion interne de la procuticule ne durcit pas (c'est l'endocuticule ; elle renferme de la chitine, mais pas de protéines sclérotinisées et la chitine n'est pas une substance dure).

Le durcissement de la cuticule crée une sorte d'armure protectrice, mais nécessite certaines adaptations pour permettre à l'arthropode de vivre et de croître à l'intérieur de ce cadre. Les invaginations de l'exosquelette forment des sites d'attachement pour les muscles (apodèmes N. d. T). Une autre modification est la formation de zones d'articulation. Une membrane flexible ou membrane articulaire, est présente dans les zones où la procuticule est plus fine et moins dure (Figure 14.4). Parmi les autres modifications il faut citer les récepteurs sensoriels ou sensilles, qui ont la forme de chevilles, soies et lentilles et les modifications qui permettent les échanges de gaz.

La croissance d'un arthropode serait théoriquement impossible si l'exosquelette ne pouvait être périodiquement rejeté au cours d'un processus de mue appelé **ecdysis** (Gr. *ekdysis*, rejeté). L'ecdysis se déroule en quatre étapes : (1) Des enzymes, sécrétées par des glandes hypodermiques, commencent à digérer l'ancienne procuticule pour séparer l'exosquelette de l'hypoderme (Figure 14.5*a*, *b*) ; (2) les nouvelles procuticule et épicuticule sont sécrétées (Figure 14.5*c*, *d*) ; l'exosquelette ancien s'ouvre le long de lignes ecdysales prédéterminées lorsque l'animal s'étire par prise d'air ou d'eau ; les pores dans la procuticule sécrètent une épicuticule additionnelle (Figure 14.5*e*) ; et (4) finalement, des dépôts de carbonate de calcium et/ou la sclérotinisation durcit le nouvel exosquelette (Figure 14.5*f*). Pendant les quelques heures ou jours que dure la sclérotinisation, l'arthropode est vulnérable (prédateurs) et reste caché. Les systèmes nerveux et endocrinien contrôlent tous les changements ; leur intervention est détaillée plus loin dans le chapitre.

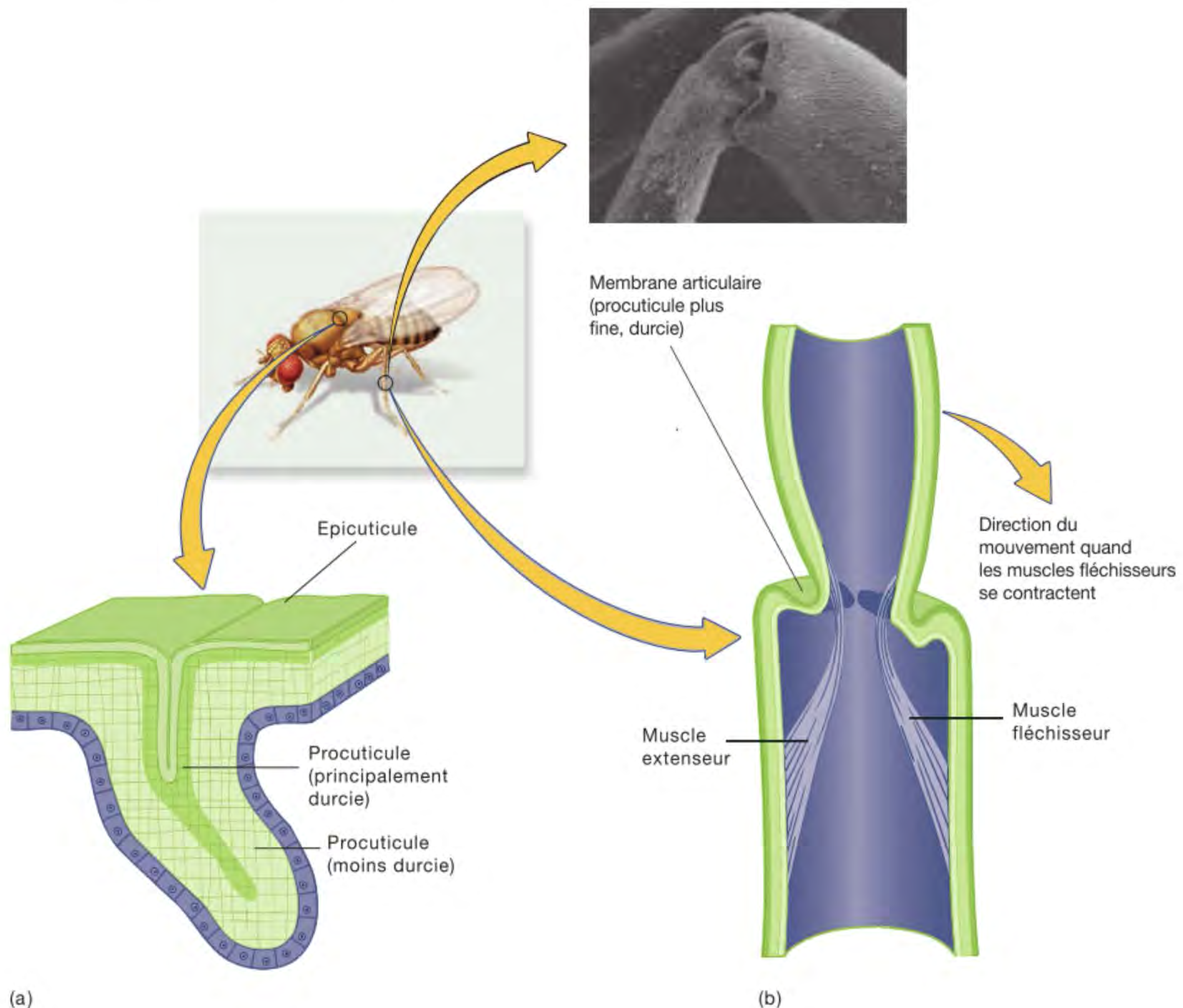



**FIGURE 14.4**

**Modifications de l'exosquelette.** (*a*) Des invaginations de l'exosquelette sont à l'origine de crêtes et de barres solides au niveau desquelles la procuticule demeure épaisse et dure. Ce sont des sites d'attache des muscles (ces invaginations portent le nom d'apodèmes N. d. T.). (*b*) Les régions où la procuticule externe est fine sont flexibles et forment les membranes et les joints. *De : « A LIFE OF INVERTEBRATES » © 1979 W. D. Russell-Hunter.*

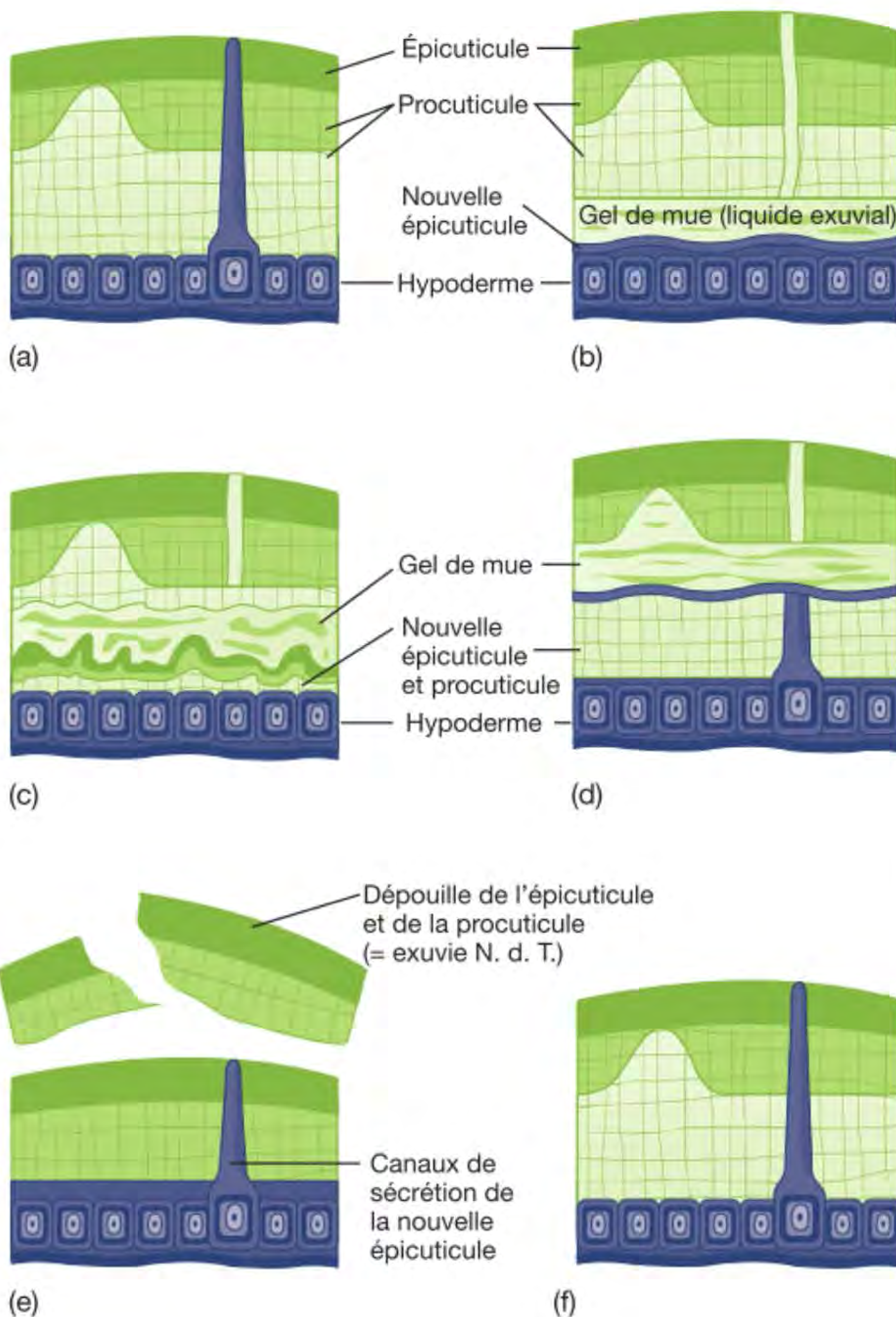



**FIGURE 14.5**

**Evènements de l'ecdysis.** (*a, b*) Durant la pré-ecdysis, l'hypoderme se détache de l'exosquelette et l'espace formé se remplit d'un liquide appelé liquide exuvial ou gel de mue. (*c, d*) L'hypoderme commence à sécréter une nouvelle épicuticule et une nouvelle procuticule se forme tandis que l'ancienne est digérée. Les produits de la digestion sont incorporés dans la nouvelle procuticule. Noter que la nouvelle épicuticule et la nouvelle procuticule sont plissées. (e) L'ecdysis intervient quand l'animal avale de l'air ou de l'eau et que l'exosquelette se fend selon des lignes ecdysales prédéterminées. L'animal s'extrait de l'ancien exosquelette. (f) Après l'ecdysis, le nouvel exosquelette se durcit par dépôt de carbonate de calcium et/ou sclérotinisation, et des pigments sont inclus dans les couches supérieures de la procuticule. Du matériel supplémentaire est ajouté à l'épicuticule.

### Synthèse de la section 14.3

L'exosquelette ou cuticule recouvre tout le corps de l'arthropode. Il comprend deux couches, l'épicuticule et la procuticule, partiellement endurcie. La croissance d'un arthropode s'accompagne d'un renouvellement périodique ou mue de l'exosquelette, processus qui porte encore le nom d'ecdysis.

***Quelles propriétés de l'exosquelette sous-tendent chacune des fonctions suivantes : protection contre un dommage mécanique, protection contre la dessiccation, stockage de l'énergie pour le saut, attachement des muscles et flexibilité ?***

## 14.4 L'hemocœle

### Compétence à acquérir

1. Comparer les fonctions de l'hémocœle des arthropodes à celles du cœlome des annélides.

Une troisième caractéristique des arthropodes est la présence d'un **hémocœle**. Il dérive du blastocœle, cavité embryonnaire qui se forme au stade blastula (*voir Figure 7.12*). C'est la cavité interne des adultes qui renferme le liquide circulant (hémolymphe) et fait partie du système circulatoire ouvert. C'est la cavité générale et les organes internes baignent dans l'hémolymphe circulante qui assure l'apport de nutriments, l'évacuation des déchets et, parfois, les échanges de gaz. Le cœlome, qui se forme par creusement de blocs de mésoderme chez la plupart des protostomiens, était réduit chez les arthropodes ancestraux. Cette réduction est à mettre en relation avec la présence d'un exosquelette rigide et l'organisation de la paroi du corps et l'inutilité d'un compartiment hydrostatique. Chez les arthropodes modernes, le cœlome forme de petites cavités autour des gonades et des structures excrétrices, dans certains groupes.

### Synthèse de la section 14.4

L'hémocœle des arthropodes est une cavité interne qui se développe à partir du blastocœle embryonnaire et constitue un élément structural de leur système circulatoire ouvert. Le cœlome des arthropodes actuels se réduit à de petites cavités autour des gonades et, chez certains, également autour des structures excrétrices.

***En quoi un hémocœle diffère-t-il d'un cœlome (voir Chapitre 7) ?***

## 14.5 Métamorphose

### Compétence à acquérir

1. Expliquer comment la métamorphose a contribué au succès des arthropodes.

La métamorphose, en réduisant la compétition entre les adultes et les stades immatures, est une caractéristique des arthropodes, la quatrième, qui a contribué à leur succès. La métamorphose est un changement radical dans la forme du corps et la physiologie qui accompagnent la transformation de la larve en adulte. L'évolution des arthropodes s'est traduite par une divergence de plus en plus prononcée dans les morphologies, les comportements et les habitats des stades immature et adulte. Les crabes adultes, par exemple, rodent sur les fonds sableux des habitats marins à la recherche de proies vivantes ou de matière organique en décomposition alors que leurs larves vivent et se nourrissent dans le plancton. De façon similaire, la chenille qui se nourrit de feuilles se transforme en un papillon adulte qui absorbe le nectar. Comme le montrent ces deux exemples, les stades immatures et adultes n'entrent pas en compétition ni pour la nourriture ni pour l'occupation de l'espace. Chez d'autres arthropodes comme chez d'autres groupes d'animaux, les larves sont aussi des stades de dispersion. (*Voir Chapitres 15 et 25* pour plus de détails sur la métamorphose des arthropodes).

### Synthèse de la section 14.5

La métamorphose est un changement de forme et de physiologie qui marque la transition entre le stade larvaire et le stade adulte. Elle réduit la compétition entre eux.

***Quels animaux connaissez-vous, autres que les arthropodes, dont le développement comporte une métamorphose ?***

## 14.6 Sous-phylum des Trilobitomorphes

### Compétence à acquérir

1. Proposer une réponse à quelqu'un qui montrerait un fossile de trilobite en demandant « Qu'est-ce que c'est ? »

Les membres du sous-phylum des Trilobitomorphes (Gr. *tri*, trois + *lobos*, lobes) furent les formes de vie dominantes dans les océans du Cambrien (600 millions d'années) au Carbonifère (345 millions d'années). Ils rampaient sur le substrat se nourrissant d'annélides, de mollusques et de matière organique en décomposition. Le corps des trilobites était ovale, aplati et divisé en trois tagmes : tête (céphalon), thorax et pygidium (Figure 14.6). Les segments du corps sont articulés de telle sorte que l'animal pouvait se mettre en boule pour protéger la face ventrale souple. La plupart des trilobites fossilisés sont trouvés dans cet état. Les appendices sont constitués de deux lobes ou rames. Ils sont **biramés** (L. *bi*, deux + *ramus*, branche). Le lobe interne sert au déplacement (patte locomotrice) et le lobe externe porte des épines ou des dents qui devaient être utilisées pour creuser, nager ou servir de branchies pour les échanges gazeux.



**FIGURE 14.6**

**Structure du trilobite.** Le corps du trilobite se subdivise en trois secteurs longitudinaux (d'où le nom du sous-phylum). Il est aussi divisé en trois tagmes. La tête ou céphalon porte une paire d'antennes et les yeux. Le tronc, ou thorax, porte les appendices locomoteurs pour la nage ou la marche. Une série de segments postérieurs forme le pygidium, ou queue. *Saukia* sp. est montré ici.

### Synthèse de la section 14.6

Les trilobites furent les formes de vie dominantes de 600 à 345 millions d'années et ne sont connus que comme fossiles. Leur corps est longitudinalement subdivisé en trois parties et comprend trois tagmes : tête, thorax et pygidium. Leurs appendices biramés étaient probablement utilisés pour ramper, creuser et nager.

***À quel aspect de la structure du trilobite le nom du sous-phylum fait-il référence ?***

## 14.7 Sous-phylum des Chélicérates

### Compétences à acquérir

1. Décrire la forme du corps des membres de ce sous-phylum.
2. Dire si l'arachnophobie est une réaction justifiée vis-à-vis des membres de cette classe.
3. Décrire les adaptations des arachnides aux habitats terrestres.

Le sous-phylum des Chélicérates (Gr. *chele*, griffe + *ata*, suffixe pluriel) renferme des animaux familiers comme les araignées, mites et tiques et des animaux qui le sont moins comme les limules (crabes fers à cheval) et les araignées de mer. Leur corps comprend deux tagmes. Le **prosoma** ou **céphalothorax** est un tagme sensoriel, nutritionnel et locomoteur. Il porte habituellement des yeux, mais, contrairement aux autres arthropodes, ne porte jamais d'antennes. Les appendices pairs sont attachés au prosoma. Ceux de la première paire sont des **chélicères**, ont la forme de pinces et servent à la capture de la nourriture. Ils peuvent être modifiés et spécialisés en crochets creux assurant diverses autres fonctions. Ceux de la deuxième paire, appelés **pédipalpes**, sont habituellement sensoriels, mais peuvent également être impliqués dans la nutrition, la locomotion ou la reproduction. Les paires d'appendices suivantes sont les pattes locomotrices. Le deuxième tagme est l'**opisthosoma** qui contient les organes digestifs, reproducteurs, excréteurs et respiratoires.

### Classe des Mérostomes

Les membres de cette classe se répartissent en deux sous-classes. Les Xiphosures sont les limules (crabes fers à cheval) et les Euryptérides sont les scorpions d'eau géants (Figure 14.7). Ces derniers sont éteints et ont vécu du Cambrien (600 millions d'années) au Permien (280 millions d'années).

Seules quatre espèces de limules sont connues actuellement. *Limulus polyphemus* est largement distribué dans l'Océan Atlantique et le golfe de Mexico (Figure 14.8*a*). Les limules fouillent les substrats sableux ou vaseux à la recherche des annélides, de petits mollusques et d'autres invertébrés. La forme de leur corps est restée pratiquement inchangée pendant plus de 200 millions d'années et, dans le Chapitre 5, les limules sont cités comme exemples de sélection stabilisante.

Une carapace dure, ayant la forme d'un fer à cheval, recouvre le prosoma. Les chélicères, les pédipalpes et les trois premières paires de pattes ambulatoires sont terminés par une pince et interviennent dans la marche et la prise de la nourriture. La dernière paire d'appendices est aplatie à ses extrémités et sert à la locomotion et au creusement ou labourage (Figure 14.8*b*).

L'opisthosoma se prolonge par un long telson non segmenté. Si une vague retourne une limule, celle-ci arque la face dorsale

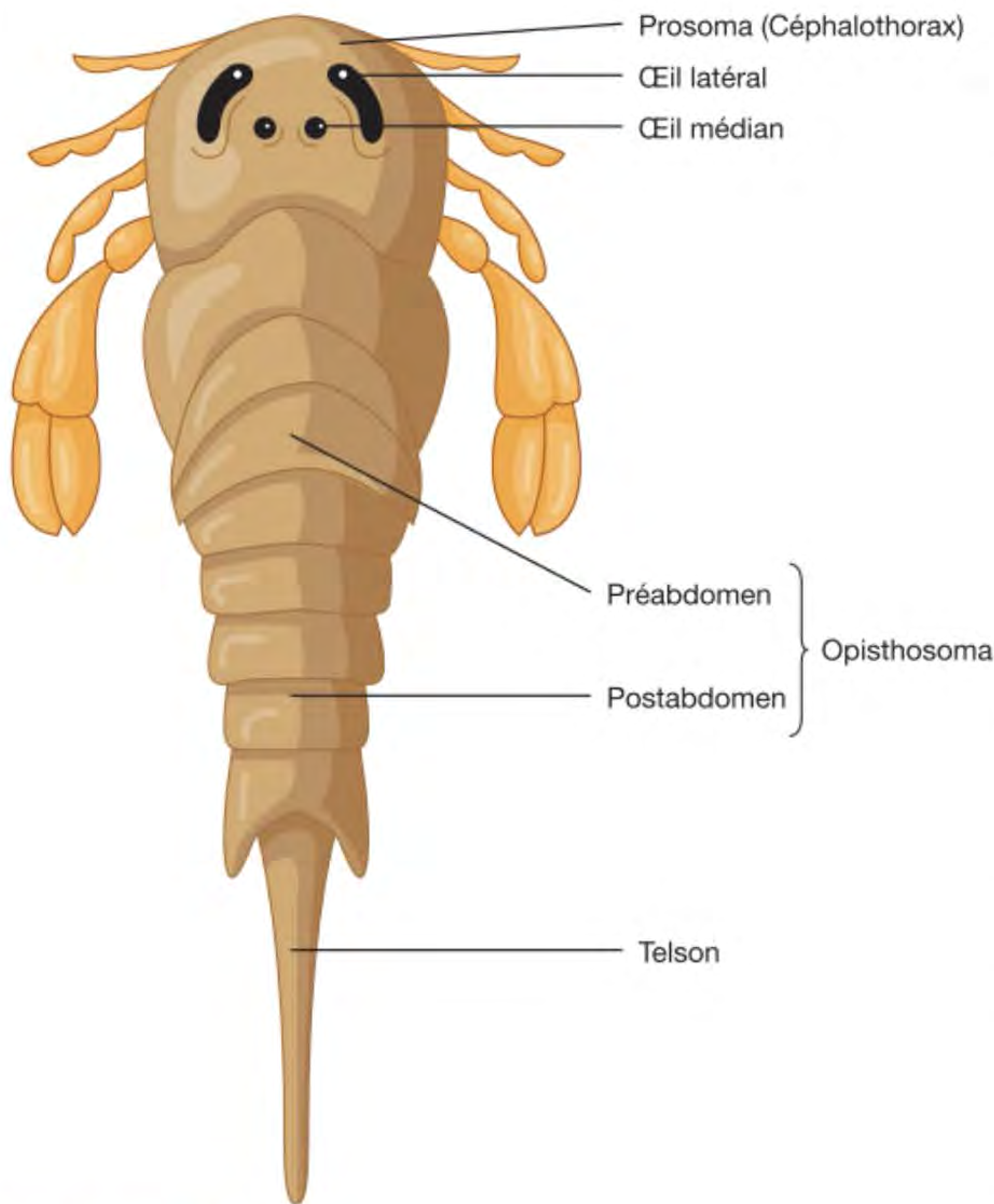



**FIGURE 14.7**
Classe des Mérostomes. Un euryptéride, *Euripterus remipes*.

de l'opisthosoma ce qui l'aide à se tourner sur un côté et retrouver la position normale. La première paire d'appendices opisthosomaux couvre les pores génitaux et constitue l'opercule génital. Les cinq paires suivantes portent les branchies ; ce sont des pattes branchifères. Les branchies sont formées de lamelles et leur disposition rappelle les pages d'un livre (**branchies « en livres »**). À leur niveau s'effectuent les échanges gazeux. Les limules ont un système circulatoire ouvert, comme les autres arthropodes. La circulation est similaire à celle que nous décrirons plus loin chez les arachnides et les crustacés.

Les limules sont dioïques. Durant les périodes de reproduction, les mâles et les femelles se rassemblent dans les aires intertidales. Le mâle monte la femelle qu'il agrippe avec ses pédipalpes. La femelle creuse des trous dans le sable, y dépose les œufs que le mâle fertilise. Les œufs fécondés sont recouverts de sable et se développent sans surveillance.

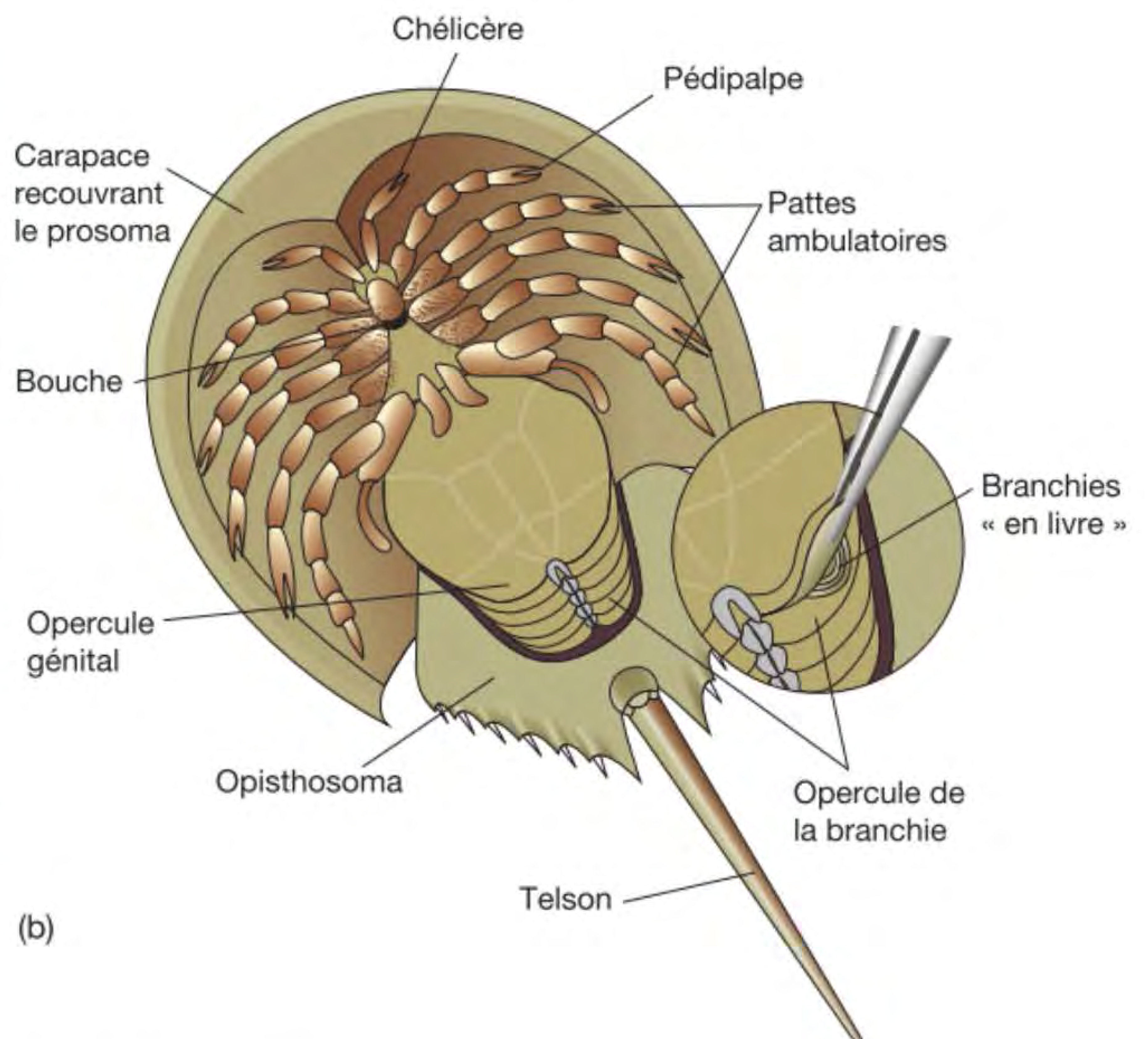
## Classe des Arachnides

Les membres de la classe des Arachnides (Gr. *arachne*, araignée) sont les plus mal vus de tout le règne animal. Leur réputation de créatures effrayantes et grotesques est largement exagérée. La majorité des araignées, mites, tiques, scorpions et formes voisines sont soit inoffensives, soit bénéfiques pour l'homme.

La plupart des zoologistes pensent que les arachnides ont émergé des euryptérides et étaient, dès le départ, terrestres. Les premiers fossiles de scorpions aquatiques datent du Silurien (405 à 425 millions d'années), les fossiles de scorpions terrestres datent du dévonien (350 à 400 millions d'années) et ceux de tous les autres groupes d'arachnides sont présents dès le carbonifère (280 à 345 millions d'années).

La conservation de l'eau est le problème majeur de tout organisme terrestre et l'imperméabilisation relative de l'exosquelette préadaptait les arachnides ancestraux à la vie terrestre. Il y a **préadaptation** quand une structure présente chez les membres d'une


(a)



(b)

**FIGURE 14.8**
**Classe des Mérostomes.** (*a*) Vue dorsale du crabe fer à cheval *Limulus polyphemus*. (*b*) Vue ventrale.

espèce prouve son utilité en assurant le succès reproductif face à de nouvelles conditions environnementales. Les adaptations évolutives qui suivent mettent en place des structures excrétrices plus efficaces, des surfaces internalisées pour les échanges gazeux, des appendices modifiés pour la locomotion sur terre et des dépôts importants de cires dans l'épicuticule.

## *Forme et Fonction*

La plupart des arachnides sont des carnivores. Ils attrapent et tiennent de petits arthropodes avec leurs chélicères tandis que des enzymes du tractus digestif sont déversés sur la proie. La nourriture partiellement digérée est absorbée par la bouche. D'autres injectent les enzymes dans la proie par leurs chélicères creusées d'un canal (les araignées par exemple) et aspirent les tissus partiellement digérés. Le tractus digestif des arachnides comprend trois régions. La région antérieure (stomodeum) et la région postérieure (proctodeum) sont des invaginations de la paroi du corps et sont recouvertes de cuticule. Une portion de la région antérieure est fréquemment modifiée en une pompe stomacale et la région postérieure est fréquemment un site de réabsorption d'eau. La région moyenne, ou l'intestin proprement dit, n'est pas recouverte de cuticule et est limitée par un épithélium renfermant des cellules sécrétrices et des cellules absorbantes. Des diverticules latéraux augmentent la surface d'absorption et de stockage.

L'excrétion des déchets azotés est assurée par des glandes coxales et/ou des tubes de Malpighi. Les **glandes coxales** sont des sacs sphériques, pairs, à paroi mince qui baignent dans les sinus sanguins du corps. Elles sont probablement homologues des néphridies. Les déchets azotés diffusent au travers de la paroi des sacs et sont transportés par un long tube contourné jusqu'aux pores excréteurs qui s'ouvrent à la base des appendices postérieurs. Les arachnides qui sont adaptés aux environnements secs possèdent des diverticules aveugles du tube digestif qui se développent à la limite entre l'intestin et le proctodeum. Ces tubules, appelés **tubules de Malpighi**, récupèrent les déchets du liquide circulant et se vident dans le tube digestif. Les déchets de l'excrétion sont éliminés avec les déchets de la digestion. Le produit majeur d'excrétion est l'acide urique. Comme cela sera précisé dans le Chapitre 28, l'excrétion d'acide urique est avantageuse pour les animaux terrestres car c'est une forme d'excrétion semi-solide qui entraîne une perte d'eau minime.

Les échanges gazeux s'effectuent aussi avec une perte d'eau limitée parce que les surfaces respiratoires sont peu exposées. Certains arachnides possèdent des poumons appelés « **book lungs** » (poumons en feuillets de livres ou poumons livres) qui seraient des formes modifiées des « branchies en livres » des Mérostomes. Les poumons sont des invaginations paires de la paroi ventrale du corps qui se replient en séries de lamelles aplaties (Figure 14.9). L'air entre par une ouverture en forme de fente et circule entre les lamelles. Les échanges gazeux s'effectuent entre l'air inhalé et le sang qui circule entre les lamelles. D'autres arachnides possèdent une série de tubules ramifiés recouverts de cuticule qui délivrent directement l'air aux tissus. Ces tubules ou **trachées** s'ouvrent à l'extérieur par des orifices appelés **spiracles** disposés ventralement ou latéralement sur l'abdomen. (Les trachées sont également présentes chez les insectes, mais ont une origine évolutive distincte. Les aspects de leur physiologie sont envisagés dans le Chapitre 15).

Le système circulatoire des arachnides, comme celui de la plupart des arthropodes, est ouvert avec un vaisseau contractile dorsal (habituellement appelé aorte dorsale ou « cœur ») qui propulse le sang dans les espaces ménagés par l'hémocœle. Le liquide circulant baigne les tissus et retourne dans l'aorte dorsale par des ouvertures

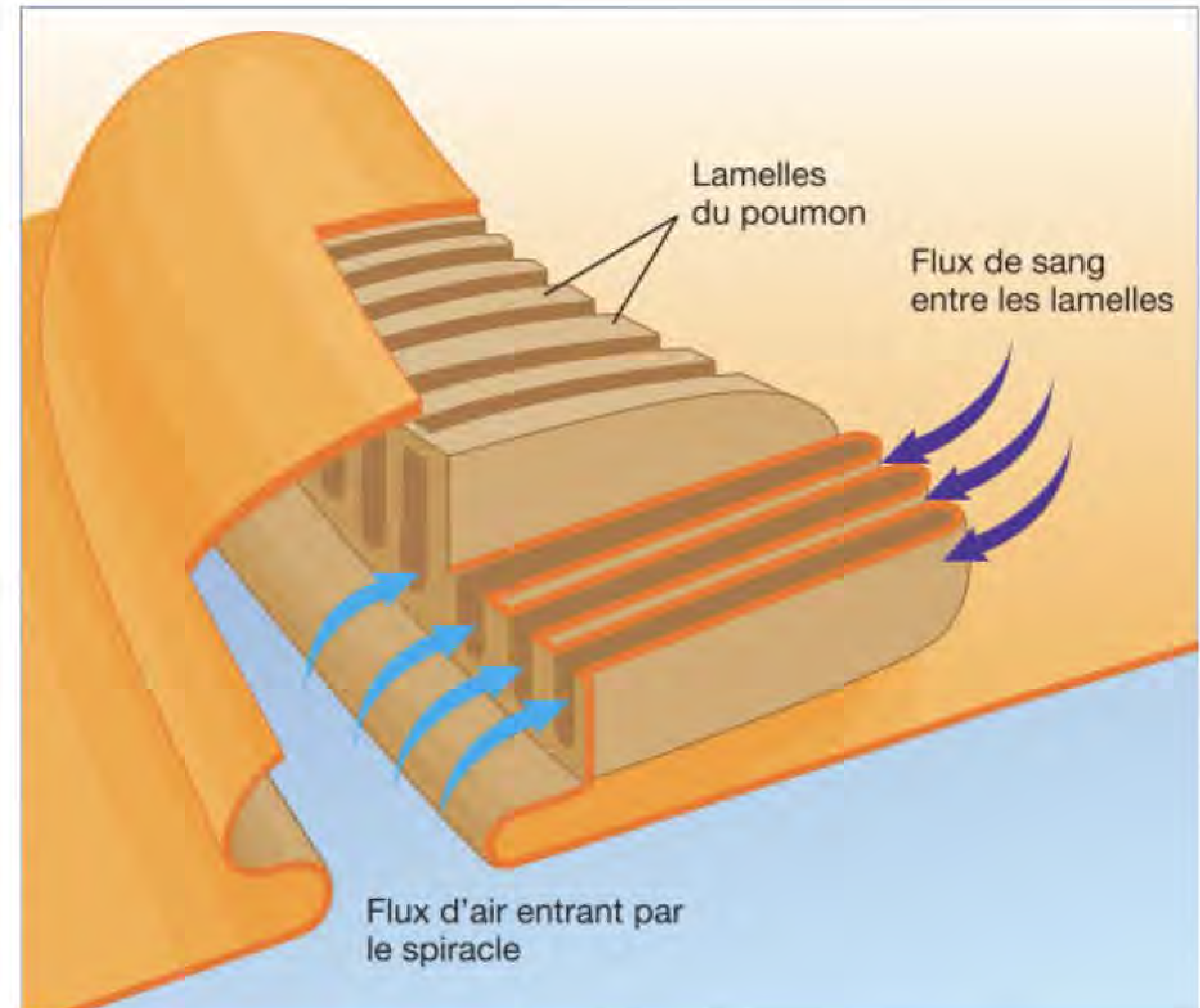



**FIGURE 14.9**

**Poumon « livre » d'un arachnide.** L'air et le sang se déplacent en sens inverse de part et d'autre de la lamelle et les échanges gazeux respiratoires se réalisent par diffusion. La figure 14.12 montre la localisation des poumons chez les araignées.

appelées ostia. Le sang (ou hémolymphe) des arachnides renferme un pigment dissous, l'hémocyanine, et contient des cellules amœboïdes qui participent à l'hémostase (fermeture des brèches) et à la défense.

Le système nerveux de tous les arthropodes est ventral et, chez les arthropodes ancestraux, devait avoir une organisation comparable à celle des annélides (*voir Figure 12.7a*). À l'exception des scorpions, le système nerveux des arachnides est centralisé suite à la fusion des ganglions.

Le corps d'un arachnide a une grande variété de structures sensorielles. La plupart des mécanorécepteurs et des chémorécepteurs sont des modifications de l'exosquelette, comme des projections, des pores et des fentes associés à des cellules sensorielles et des cellules accessoires. Ces récepteurs portent le nom général de **sensilles**. Par exemple, les soies qui ressemblent à des poils sont des modifications cuticulaires intégrées dans des cavités membraneuses. Leur déplacement initie une impulsion dans une cellule nerveuse associée (Figure 14.10*a*). Les récepteurs sensibles aux vibrations jouent un rôle important chez quelques arachnides. Les araignées qui capturent leurs proies dans des toiles, par exemple, déterminent à la fois la taille de l'insecte et sa position sur la toile par les vibrations que l'insecte produit en voulant se libérer. Le sens chimique des arachnides est comparable au goût et à l'odorat des vertébrés. Des pores percés dans l'exosquelette sont en relation avec des cellules nerveuses sensibles aux substances chimiques. Les arachnides possèdent une ou plusieurs paires d'yeux qu'ils utilisent principalement pour détecter le mouvement et les changements dans l'intensité lumineuse (Figure 14.10*b*). Les yeux de certaines araignées qui chassent sont vraisemblablement capables de former des images (N. d. T. seuls les organes photorécepteurs qui forment des images des objets environnants sont des yeux et assurent la vision, les autres structures fonctionnent comme des ocelles, mais, il faut l'avouer, la distinction est rarement faite et le terme d'yeux est souvent utilisé pour désigner tous les organes photorécepteurs !).

Les arachnides sont dioïques. Les deux pores génitaux s'ouvrent sur la face ventrale du second segment abdominal (N. d. T. L'abdomen

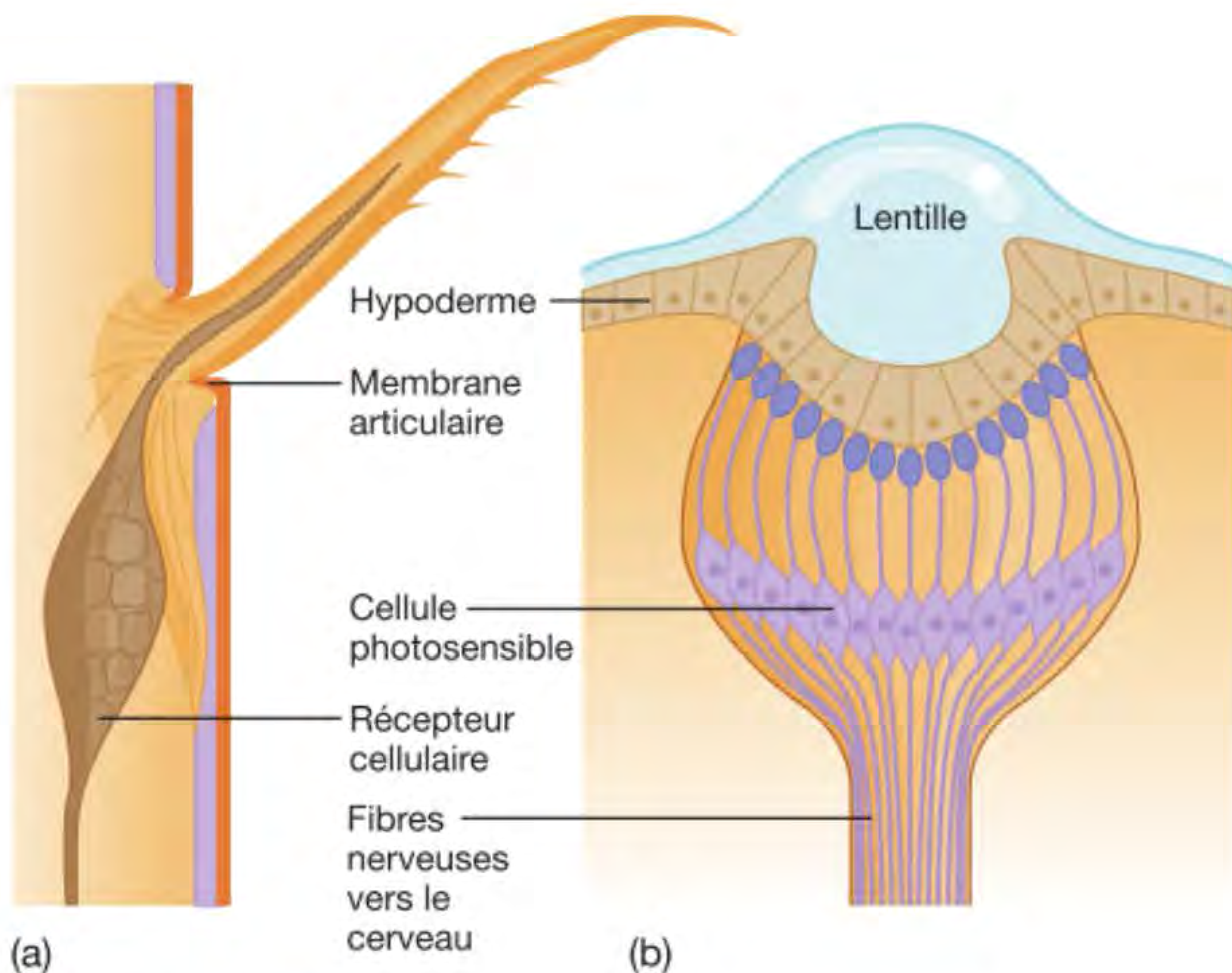



**FIGURE 14.10**

**Soie et œil (ocelle) d'arthropode.** (*a*) Une soie est une production cuticulaire à allure de «poil» logée dans une cavité membraneuse. Le déplacement de la soie initie une impulsion nerveuse dans une cellule réceptrice (sensillum) associée à la base de la soie. (*b*) La lentille de l'œil d'araignée est un épaississement transparent de la cuticule. Sous la lentille et l'hypoderme se trouvent des sensilles photosensibles contenant des pigments et qui convertissent l'énergie lumineuse en impulsions nerveuses.

correspond à l'opisthosoma, précision importante car ce terme apparaît pour la première fois dans le texte). Le transfert du sperme est généralement indirect. Le mâle regroupe les spermatozoïdes dans un spermatophore qui est ensuite transféré à la femelle. Des parades rituelles permettent aux individus d'une même espèce de se reconnaître, d'attirer une femelle sur le spermatophore et de la positionner pour le recevoir. Chez quelques taxa (les araignées par exemple), il y a copulation et le sperme est transféré par un pédipalpe modifié du mâle. Le développement est direct et les jeunes éclos sont des adultes miniatures. Beaucoup d'arachnides prennent soin des œufs en cours de développement et des jeunes après l'éclosion.

## *Ordre des Scorpionides*

Les membres de cet ordre sont les scorpions (Figure 14.11*a*). Ils sont fréquents dans les régions tropicales et celles à climat tempéré chaud. Ce sont des animaux discrets et nocturnes, dissimulés durant la journée sous les rondins de bois ou les pierres.

Le prosoma est recouvert d'une carapace protectrice, en avant de laquelle se projettent les chélicères de petite taille (Figure 14.11*b*). Les pédipalpes sont de grande taille et terminés en pinces. L'opisthosoma est divisé en deux parties. La partie antérieure ou préabdomen (mésosoma N. d. T.) contient les ouvertures en forme de fentes des poumons, les peignes qui supportent des récepteurs tactiles et chimiques et les pores génitaux. La partie postérieure ou postabdomen (communément appelée queue) (métasoma N. d. T.) est plus étroite que la précédente, recourbée dorsalement et vers l'avant lorsque l'animal est excité. Le postabdomen se termine par un aiguillon. Celui-ci comprend une base bulbeuse qui renferme des glandes à venin et une pointe creuse et garnie de barbillons. Des muscles lisses, en se contractant, éjectent le venin durant la piqûre. Seuls quelques scorpions ont un venin hautement toxique pour l'homme. Les espèces du genre *Androctonus* (Afrique du Nord) et *Centuroides* (Mexique, Arizona et Nouveau Mexique)



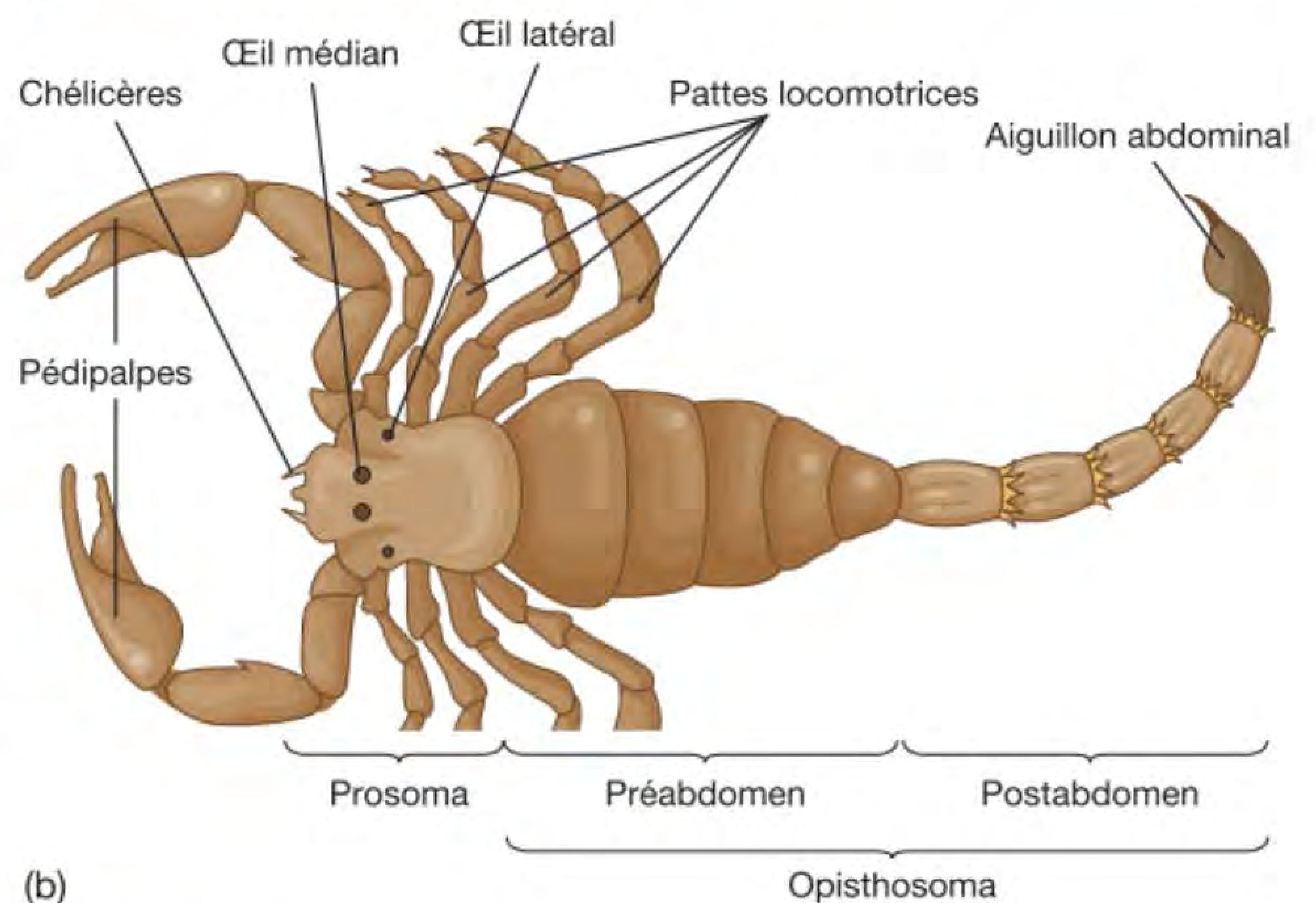




**FIGURE 14.11**

**Ordre des Scorpionides.** (*a*) Le scorpion velu du désert (*Hardrurus arizonensis*) est montré ici. (*b*) Anatomie externe d'un scorpion.

ont été responsables de cas de mortalité. D'autres scorpions des régions sud et sud-ouest de l'Amérique du Nord ont des piqûres comparables à celles des guêpes.

En prélude à la reproduction, mâle et femelle ont une période de cour qui dure de cinq minutes à plusieurs heures. Ils se tiennent face à face et relèvent verticalement leur abdomen. Le mâle saisit la femelle avec ses pédipalpes et tous deux se déplacent à reculons et vers l'avant de façon répétée. La partie basse du tractus génital mâle forme un spermatophore qui est déposé sur le sol. Durant cette période, le mâle positionne la femelle de telle sorte que le pore génital de son abdomen soit placé sur le spermatophore. Une pression vers le bas de l'abdomen exercée sur une structure en forme de poussoir du spermatophore libère le sperme dans la chambre génitale de la femelle.

La plupart des arthropodes sont ovipares ; les femelles déposent les œufs qui se développent à l'extérieur du corps. Beaucoup de scorpions et quelques autres arthropodes sont **ovovivipares** ; le développement est interne, mais la nutrition est exclusivement assurée par le vitellus, abondant, que contiennent les œufs de grande taille. Quelques scorpions, enfin, sont **vivipares**, ce qui signifie que la mère nourrit les embryons. Les œufs se développent dans des diverticules de l'ovaire qui sont étroitement associés à des diverticules du tractus digestif. Les nutriments passent directement de ces derniers aux embryons en cours de développement. Le développement

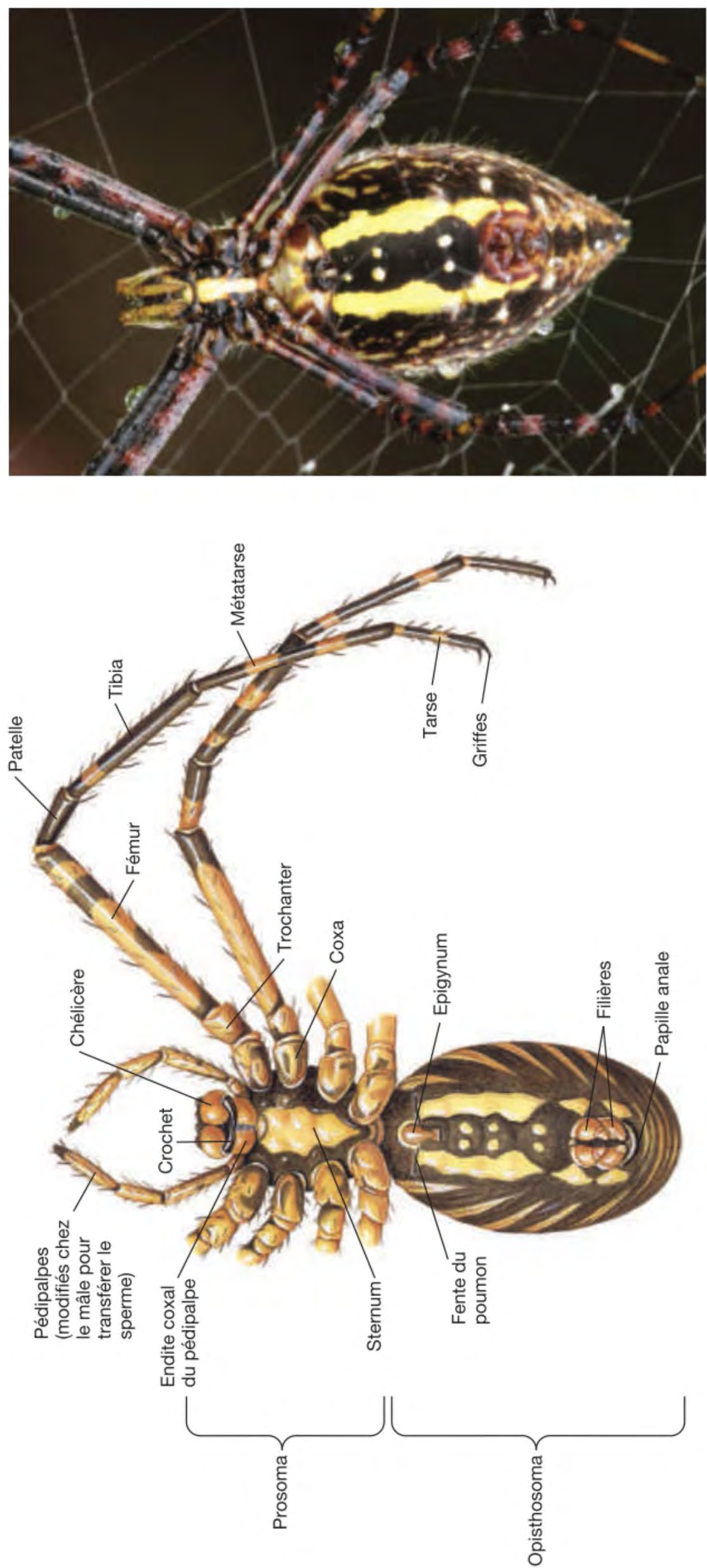



**FIGURE 14.12**
**Structure externe de l'*Argiope*.** (*a*) Vue ventrale. (*b*) Combien de structures désignées dans (*a*) pouvez-vous identifier sur cette photographie?

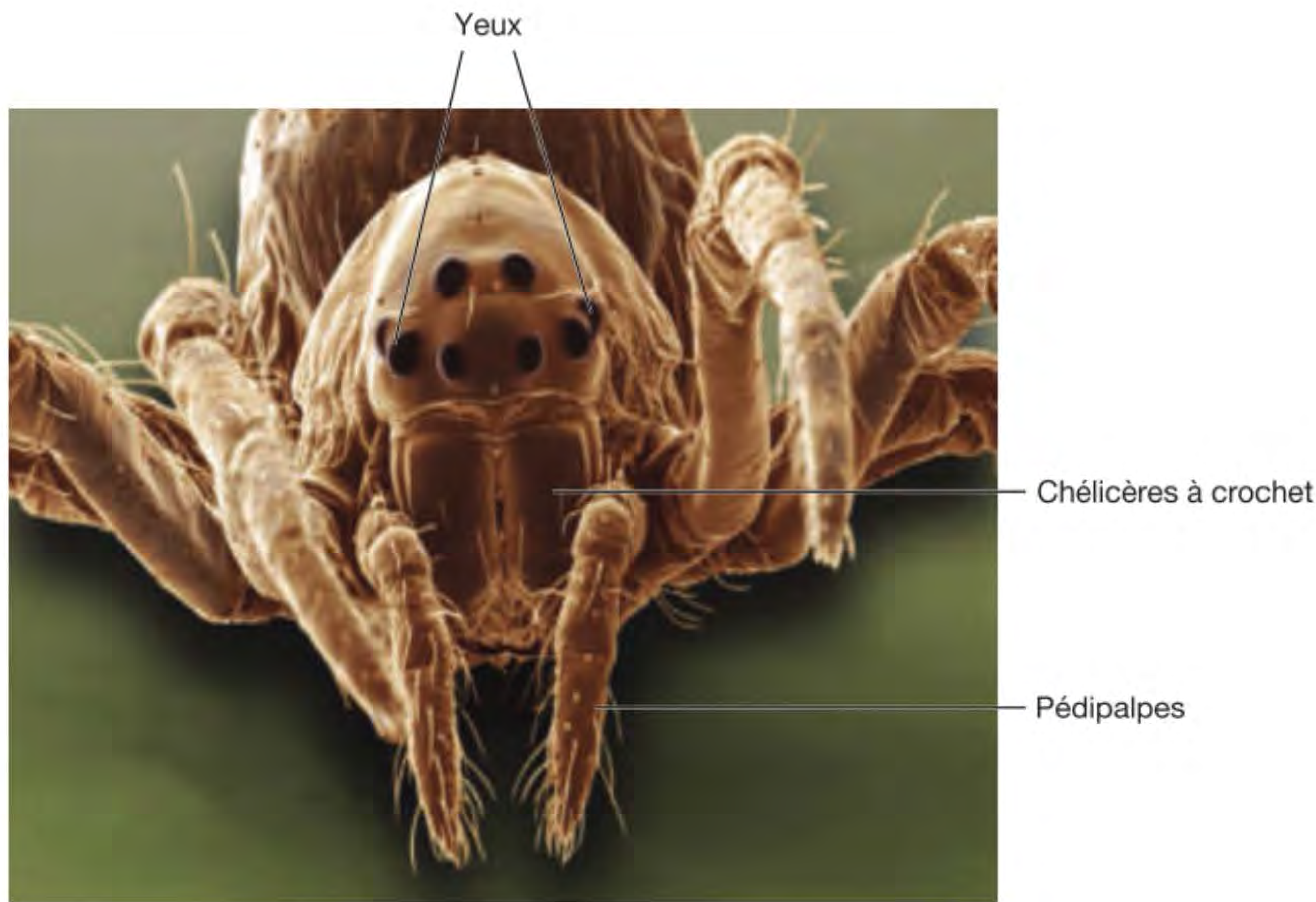



**FIGURE 14.13**

**Prosoma d'une jeune araignée.** Cette vue au microscope à balayage montre clairement huit yeux, les pédipalpes et les chélicères à crochet (× 20). Le nombre et la disposition des yeux sont des caractères taxonomiques importants.

dure plus d'un an et demi et de 20 à 40 jeunes sont couvés. Après la naissance, les jeunes grimpent sur le dos de la mère où ils restent pendant plus d'un mois.

## *Ordre des Aranéides*

Avec environ 34 000 espèces, c'est l'ordre le plus important (Figure 14.2). Le prosoma des araignées porte des chélicères munies de glandes à venin et de crochets. Les pédipalpes ressemblent à des pattes et, chez les mâles, sont modifiés pour transférer le sperme. La bordure dorsale et antérieure de la carapace porte généralement des yeux, au nombre de 6 à 8 yeux (Figure 14.13).

Un pédicelle mince, semblable à une taille, attache le prosoma à l'opisthosoma. Ce dernier est bombé ou allongé et à son niveau s'ouvrent les orifices du tractus reproducteur, des poumons et des trachées. Il a également deux à huit protubérances coniques, appelées filières, auxquelles sont associées de nombreuses glandes à soie.

La soie des araignées est une substance étonnamment versatile. La soie est une protéine dont la composition chimique diffère selon les espèces. Elle comprend habituellement une séquence répétée de glycine et d'alanine. Les chaînes d'aminoacides s'agencent en feuillets bêta qui organisent une structure cristalline. La soie vierge est sous forme de gel stocké dans une chambre. Les fibres de soie solides sont produites après perte d'eau, addition de lipides et de groupements thiol (contenant du soufre) et engagement du gel modifié dans les fins canaux des filières. D'autres composés modifient les propriétés de la soie. Les composés pyrroliques sont hygroscopiques et gardent la soie humide. Le phosphate monopotassique fournit de l'hydrogène et crée un pH acide qui protège contre la dégradation par les champignons et les bactéries.

Les araignées produisent plusieurs sortes de soies, chacune avec ses propres propriétés et une utilisation précise. Une toile telle que celle de l'orbe tisserand (Figure 14.14) comprend plusieurs types de fils de soie. Certains forment le cadre qui délimite la toile proprement



**FIGURE 14.14**

**Ordre des Aranéides.** Membres de la famille des Araneidae, les orbes tisserands produisent quelques-unes des toiles les plus magnifiques et compliquées. Certaines espèces sont de taille importante, comme cette araignée de jardin – *Argiope*. Une toile n'est pas une construction permanente. Les toiles devenues humides à cause de la pluie ou de la rosée, ou qui prennent de l'âge, sont moins collantes et adhésives. La totalité de la toile ou, au moins, la partie spiralée, est mangée et remplacée.



## Que savons-nous sur la soie d'araignée ?

La résistance à la tension est l'importance de la force qu'un matériau peut supporter sans se rompre. Dans le cas de la soie d'araignée elle est mesurée par des jauges de contrainte miniatures qui tirent aux deux extrémités d'un échantillon et mesurent la force requise pour provoquer la rupture. Le but de la recherche menée couramment sur la soie d'araignée est de décrire ses propriétés en utilisant des techniques moléculaires afin de fabriquer de la soie artificielle. Les chercheurs ont séquencé les gènes qui codent pour la soie et les ont intégrés dans des organismes hôtes parmi lesquels les bactéries, les plantes et les chèvres. Ces organismes ont synthétisé et produit les protéines de la soie. L'étape suivante est d'apprendre à enrouler ces protéines et confectionner des fils de soie. On peut imaginer l'intérêt d'un fil plus fort que le kevlar et l'acier mais encore élastique et biodégradable. Les utilisations possibles incluent les gilets pare-balles, parachutes, filets de pêche, sutures extrêmement fines pour la chirurgie des yeux et des nerfs, ainsi que les ligaments artificiels et les tendons. Ce que les scientifiques ont appris de plus de 300 millions d'années d'évolution de la soie d'araignée leur offre la possibilité de développer la technologie susceptible de sauver et de changer la vie.

dite. D'autres sont radiaires et vont du centre de la toile au cadre. D'autres encore forment la spirale de capture. Ces fils adhésifs dessinent une spirale autour de la plateforme centrale de la toile. En plus d'intervenir dans la construction de toiles-pièges pour la capture de proies, la soie entre dans la confection de fils de retrait, de fils de sécurité qui s'attachent au substrat pour interrompre une chute et pour envelopper les œufs dans le cas du développement. Les courants d'air entraînent et dispersent les fils que les jeunes araignées produisent. Des fils de soie ont transporté des araignées à de grandes altitudes sur des centaines de kilomètres. C'est appelé ballooning ou la montgolfière. La soie dragline (soie majeure des fils de sécurité) a une force de tension plus élevée que le Kevlar, le polymère synthétique le plus fort connu (plus dur que l'acier). En plus, la soie d'araignée est élastique. L'élasticité et la force de tension permettent à la toile d'arrêter le mouvement d'un insecte volant sans qu'elle ne soit endommagée. Les toiles résistent aux dommages causés par le vent, aux déplacements de leurs points d'ancrage et aux mouvements brusques des proies capturées qui se débattent. La plupart des araignées se nourrissent d'insectes et d'autres arthropodes qu'elles chassent ou qu'elles capturent dans leurs toiles. Quelques-unes (par exemple les tarentules ou « araignées – oiseaux ou araignées Goliath mangeuses d'oiseaux) se nourrissent de petits vertébrés. Les araignées mordent leurs proies qu'elles paralysent puis qu'elles enveloppent, parfois, avec de la soie. Elles perforent la paroi de leurs proies et injectent des enzymes. Leur estomac pompe et aspire les tissus prédigérés. Le venin de la plupart des araignées est inoffensif pour l'homme. Les veuves noires (*Lactrodectus*) et les araignées solitaires brunes (*Loxosceles*) sont des exceptions car leur venin est toxique (Figure 14.15).



(a)



(b)

**FIGURE 14.15**

**Deux araignées venimeuses.** (*a*) La veuve noire (*Lactrodectus mactans*) est reconnaissable à son corps noir brillant qui, sur la face ventrale de l'opisthosoma, porte une tache rouge en forme de sablier. (*b*) Une araignée solitaire brune (*Loxosceles reclusa*), identifiable grâce à sa marque en forme de violon et de couleur marron foncé présente sur la face dorsale du prosoma.

L'accouplement des araignées met en jeu des comportements complexes dans lesquels sont impliqués des signaux chimiques, tactiles, et/ou visuels. Les femelles attirent les mâles par des molécules appelées phéromones qu'elles déposent sur la toile ou dont elles recouvrent leur corps. (Les phéromones sont des molécules qu'un individu libère dans l'environnement et qui modifient le comportement d'un autre membre de la même espèce). Un mâle peut attirer une femelle en pinçant les fils de la toile d'une femelle. La façon de pincer est propre à l'espèce et permet d'identifier et de localiser un partenaire tout en évitant que celui-ci ne devienne le repas suivant de la femelle. L'extrémité des pédipalpes du mâle possède un réservoir en forme de bulbe (bulbe copulateur N. d. T.) pourvu d'un canal éjaculateur et d'une structure ressemblant à un pénis et appelée embolus. Avant l'accouplement, le mâle dépose le sperme sur une petite toile et remplit les bulbes en s'aidant des pédipalpes. Pendant l'accouplement, le pédipalpe est engorgé de sang, l'embolus est introduit dans l'orifice reproducteur femelle et le sperme est déchargé. La femelle dépose plus de 3 000 œufs dans un cocon de soie qu'elle ferme et attache à la toile ou place dans un abri ou porte avec elle.

## Ordre des Opilions

Les membres de cet ordre sont communément appelés les faucheurs ou les cousins (Figure 14.16). Le prosoma est largement fusionné à l'opisthosoma et le corps apparaît formé d'une seule pièce, ovoïde. Les pattes sont très longues et minces. Beaucoup de faucheurs sont omnivores (se nourrissent d'une grande variété de matières végétales et animales), mais d'autres sont strictement prédateurs. Ils saisissent les proies avec leurs pédipalpes et les ingèrent comme le font les autres arachnides. La digestion est à la fois externe et interne. Le transfert du sperme est direct, les mâles étant pourvus d'un pénis. Les femelles ont un long ovipositeur tubulaire qu'elle projette hors d'une gaine au moment de la ponte. Elles déposent des centaines d'œufs dans des endroits humides du sol.



**FIGURE 14.16**

**Ordre des Opilions.** Les moissonneurs ou « papas longues jambes » sont abondants dans la végétation des environnements humides. Ils ne produisent pas de soie ou de venin mais se nourrissent d'une variété de matériaux végétaux et animaux. L'opinion largement répandue est que les moissonneurs produisent un venin toxique pour l'homme, ce qui est faux. Dans les régions tempérées les opilions apparaissent en grand nombre en automne, d'où leur nom commun (au moment des moissons). La photo montre *Leiobunum* sp.

## Ordre des Acariens

Les membres de cet ordre sont les mites et les tiques. Beaucoup sont ectoparasites (parasites à l'extérieur du corps) des êtres humains et des animaux domestiques. D'autres mènent une vie libre et occupent des habitats terrestres et aquatiques. De tous les arachnides, les acariens ont eu l'impact le plus important sur la santé et le bien-être de l'homme.

Les mites ont 1 mm ou moins de long. Le prosoma et l'opisthosoma sont fusionnés et couverts par une carapace simple. Une proéminence antérieure appelée capitullum porte les organes buccaux (« pièces buccales »). Les chélicères et les pédipalpes sont modifiés de façon diverse pour percer, mordre, se fixer, sucer et les adultes ont quatre paires de pattes locomotrices.

Les formes libres sont herbivores ou nécrophages. Les mites herbivores, comme les mites araignées, causent des dommages aux plantes ornementales et agricoles. Les mites nécrophages sont parmi les espèces les plus communes des sols et de la litière. Parmi elles se trouvent quelques espèces nuisibles qui se nourrissent de farine, de fruits secs, de foin, de fromage et de poils d'animaux (Figure 14.17).

Les mites parasites ne s'attachent généralement pas de façon permanente à leurs hôtes mais se nourrissent pendant quelques heures ou quelques jours puis tombent sur le sol. Une mite, la notoire aoûtat ou punaise rouge (*Trombicula*) est parasite durant un de ses stades larvaires de tous les groupes de vertébrés terrestres. Les enzymes de la larve altèrent la peau et sucent les débris causant une inflammation locale et une intense démangeaison au niveau du site de la morsure. La larve se détache ensuite de l'hôte puis mue et se transforme en nymphe. Les nymphes se métamorphosent en adultes et les nymphes comme les adultes se nourrissent d'œufs d'insectes.

Quelques mites sont des ectoparasites permanents. La mite du follicule, *Demodex folliculorum*, est commune (mais inoffensive) dans les follicules des cheveux de la plupart des lecteurs de ce texte. Les démangeaisons occasionnées entraînent la formation de croûtes chez les êtres humains et d'autres animaux. *Sarcoptes scabei* est la mite des démangeaisons de l'homme. Elle creuse l'épiderme et les femelles déposent environ 20 œufs par jour. Les sécrétions des mites irritent la peau et les infections se propagent par contact avec un individu infecté.



**FIGURE 14.17**

**Ordre des Acariens.** *Dermaphagoides farinae* (× 200) est une mite commune dans les maisons et dans les aires de stockage des semences. On pense qu'elle est une cause majeure des allergies dues à la poussière.


(a)


(b)

**FIGURE 14.18**

**Ordre des Acariens.** (*a*) *Ixodes scapularis*, la tique qui transmet la bactérie qui cause le syndrome de Lyme. (*b*) L'adulte (montré ici) a la taille d'une graine de sésame et la nymphe a celle d'une graine de pavot. Les personnes qui marchent dans des régions infestées par les tiques doivent régulièrement s'examiner et détacher toute tique trouvée sur la peau car les tiques transmettent des maladies, comme la fièvre pourprée des Montagnes Rocheuses, la tularémie et, déjà citée, la maladie de Lyme.




Les tiques sont ectoparasites à tous les stades de leur cycle de vie. Elles peuvent avoir plus de 3 cm de long, mais, à part çà, sont similaires aux mites. Les organes buccaux à crochet servent à la fixation et la prise de sang. Les femelles, dont le corps est moins sclérotinisé que celui des mâles, gonflent lorsqu'elles sont gorgées de sang. La copulation s'effectue sur les hôtes et, après avoir mangé, les femelles tombent sur le sol pour déposer les œufs. Leur éclosion libère des stades immatures à six pattes. Ces derniers se nourrissent du sang de l'hôte et tombent sur le sol pour muer. Quelques tiques sont vecteurs de maladies pour l'homme et les animaux domestiques. Par exemple, *Dermacentor andersoni* transmet les bactéries responsables de la fièvre pourprée des Montagnes Rocheuses et la tularémie, et *Ixodes scapularis* celles qui causent la maladie de Lyme (Figure 14.18).

Les Arachnides comprennent d'autres ordres parmi lesquels les scorpions à fouet (uropyges), les amblypyges et les pseudoscorpions.

## Classe des Pycnogonides (Sous-phylum des Chélicériformes ?)

Les membres de cette classe sont les araignées de mer. Ils sont marins et largement distribués à travers le monde bien que plus communs dans les eaux froides (Figure 14.19). Les pycnogonides vivent sur le fond océanique et se nourrissent fréquemment de polypes de cnidaires et d'ectoproctes. Certains sucent les tissus de leurs proies au moyen d'un proboscis. D'autres déchirent les proies à l'aide de leur première paire d'appendices appelés chélifères.



**FIGURE 14.19**

**Classe des Pycnogonides.** Les araignées de mer sont souvent trouvées dans les régions intertidales sur les polypes de cnidaires dont elles se nourrissent. Ce mâle de *Nymphon gracile* porte les œufs sur ses ovigères.

Les pycnogonides sont dioïques. Les gonades ont la forme de U et des ramifications s'étendent dans chaque patte. Les gonopores s'ouvrent sur une des paires de pattes. Au fur et à mesure que les femelles libèrent les ovules, les mâles les fécondent et les œufs

fécondés sont cimentés en masses sphériques attachées à une paire d'appendices allongés des mâles appelés ovigères, où ils demeurent jusqu'à l'éclosion. La présence d'un abdomen réduit, d'ovigères, d'un proboscis externe, ainsi que les données d'études moléculaires ont conduit certains taxonomistes a considéré les pycnogonides comme groupe frère (sous-phylum des chélicériformes) des chélicérates. Des études récentes portant sur l'expression des gènes Hox (*voir p. 71*), toutefois, laissent supposer que les chélicères et les chélifères sont homologues. Dans ces conditions, placer les araignées de mer au sein des chélicérates, devient justifiée.

### Synthèse de la section 14.7

Les membres du sous-phylum des Chélicérates ont un corps subdivisé en deux tagmes, prosoma et opisthosoma. Ils sont pourvus de chélicères et de pédipalpes. Le sous-phylum comprend les limules (classe des mérostomes) ; les scorpions, araignées, faucheurs, mites et tiques (classe des Arachnides) ; et, probablement, les araignées de mer (classe des Pycnogonides). La plupart des arachnides sont des prédateurs d'autres invertébrés ou des herbivores et sont inoffensifs pour les êtres humains. Quelques araignées, mites et tiques sont soit venimeux soit parasites de l'homme. Le squelette relativement imperméable, les structures excrétrices efficaces, des surfaces d'échanges gazeux internalisées, et des appendices modifiés pour la locomotion sur terre sont des adaptations pour les habitats terrestres.

***Quels arguments pourraient convaincre les taxonomistes de subdiviser le phylum des Arthropodes en six sous-phyla, incluant les Chélicériformes ?***

## 14.8 Sous-phylum des Crustacés

### Compétences à acquérir

1. Décrire les caractéristiques des membres du sous-phylum des Crustacés.
2. Décrire les adaptations aux habitats aquatiques présentées par les Crustacés.

Les membres du sous-phylum des Crustacés (L. *crustaceus*, à carapace) comme écrevisses, crevettes, homards et crabes sont familiers pour à peu près tout le monde. D'autres sont moins connus, mais appartiennent pourtant à des taxa très communs. Ils comprennent les copépodes, cladocères, crevettes fées, isopodes, amphipodes et barnacles. À l'exception de quelques isopodes et quelques crabes, tous les crustacés sont aquatiques.

Les crustacés diffèrent des autres arthropodes vivants sur deux points. Ils ont deux paires d'antennes alors que les autres en ont une ou n'en ont pas. Ils possèdent des appendices biramés comprenant un article basal, le **protopodite**, et deux rames (processus distaux donnant à l'appendice la forme d'un Y) qui lui sont attachées. La rame médiane est l'**endopodite** et la rame latérale est l'**exopodite** (Figure 14.20). Les trilobites ont des structures similaires, ce qui est un argument en faveur de leur parenté étroite avec les ancêtres des crustacés. Il y a cinq classes de crustacés (*voir Tableau 14.1*) et de nombreux ordres. Les trois classes les plus communes et une sélection des ordres que renferme chacune d'elles sont présentées dans ce qui suit.

### Classe des Malacostracés

Les malacostracés (Gr. *malakos*, mou + *ostreion*, carapace) représentent la classe la plus vaste. Elle comprend les crabes, homards, écrevisses, crevettes, mysides (crevettes opossum N. d. T.), krill, isopodes et amphipodes.

L'ordre des Décapodes, le plus important, renferme les crevettes, écrevisses, homards et crabes. Les crevettes ont un abdomen comprimé latéralement, musculaire et les pléopodes qu'il porte sont utilisés pour la nage. Les homards, crabes et écrevisses sont adaptés à la marche sur le substrat (Figure 14.21). L'abdomen des crabes, très réduit, est replié, appliqué sous le céphalothorax.

L'écrevisse illustre la structure générale et le fonctionnement des crustacés. C'est un modèle d'étude favorable en raison de sa relative abondance et de sa grande taille (Figure 14.22). Le corps est divisé en deux régions. Le céphalothorax résulte de la fusion, au cours du développement, du tagme sensoriel et nutritionnel qu'est la tête avec le thorax, tagme locomoteur. L'exosquelette du céphalothorax s'étend latéralement et ventralement pour former une carapace protectrice. L'abdomen, postérieur au céphalothorax,

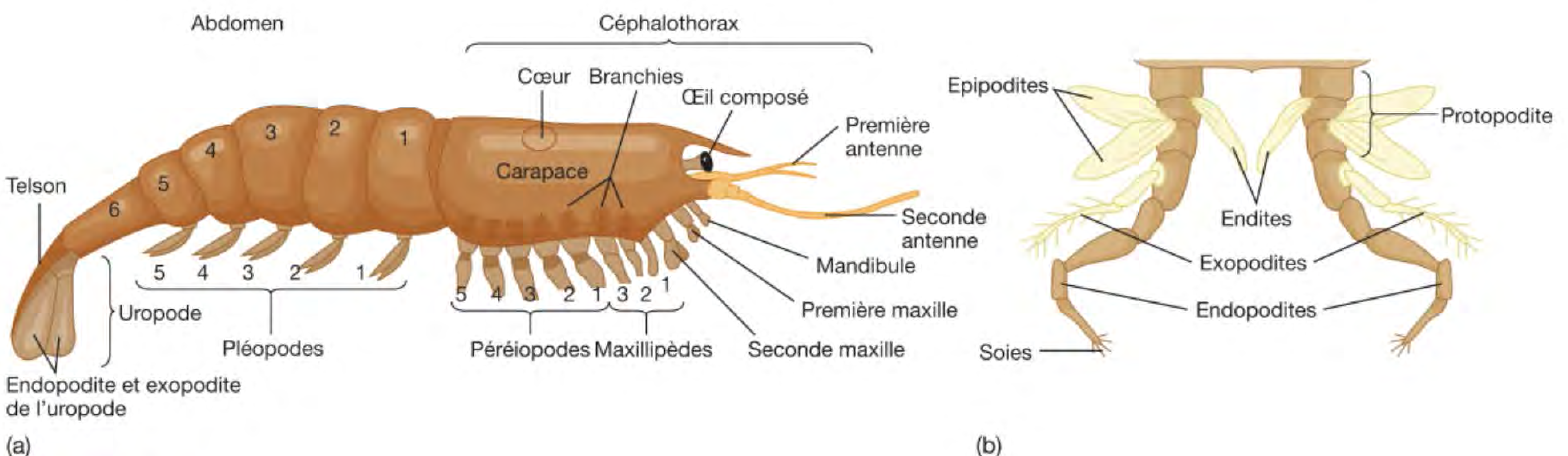



**FIGURE 14.20**

**Forme du corps des Crustacés.** (*a*) Organisation générale d'un crustacé. Les branchies sont des excroissances de la paroi du corps protégées par des extensions de l'exosquelette qui forment la carapace. (*b*) Une paire d'appendices montrant la structure biramée de base. Le protopodite attache l'appendice à la paroi du corps. L'exopodite (rame latérale) et l'endopodite (rame médiane) sont fixés au protopodite. Chez les crustacés actuels, la distribution des appendices le long du corps, comme leur structure, sont modifiées pour la réalisation de fonctions spécialisées.

a des fonctions locomotrice et viscérale et, chez l'écrevisse, adopte la forme d'une « queue » musculaire.

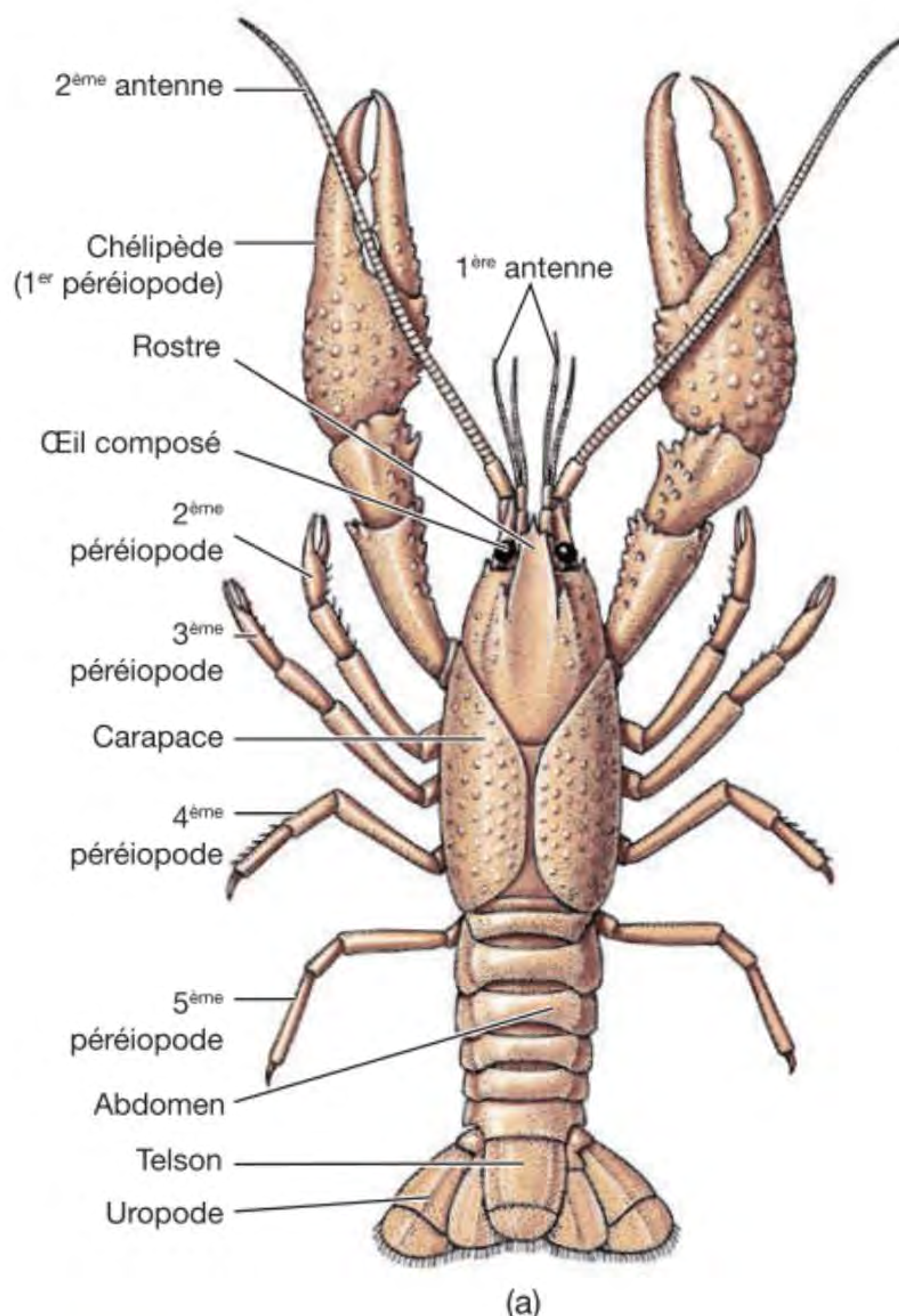
Les appendices pairs sont présents dans les deux régions du corps (Figure 14.23). Les deux premières paires d'appendices céphalothoraciques sont les premières et deuxièmes antennes. Les paires trois à cinq sont associées à la bouche. Durant l'évolution des crustacés la troisième paire s'est transformée en structures masticatrices et déchirantes appelées **mandibules**. Les paires quatre et cinq, appelées **maxilles**, traitent la nourriture. Les maxilles de la seconde paire portent une branchie et une structure aplatie ou scaphognathite, utilisée pour faire circuler l'eau sur les branchies. Les paires d'appendices six à huit sont les maxillipèdes (ou pattes-mâchoires N. d. T.) et appartiennent au tagme thoracique. Ce sont des appendices accessoires, sensoriels et de traitement de la nourriture. Les deux dernières paires sont pourvues de branchies. Les paires neuf à treize sont thoraciques, dénommées péréopodes ou péréiopodes (N. d. T. le thorax porte encore le nom de péréion) et sont locomotrices (pattes locomotrices). La première ou chélipède est large, terminée par une pince et sert à la défense et à la capture de la nourriture. Les paires d'appendices de l'abdomen sont des pléopodes (N. d. T. l'abdomen est encore appelé pléon) et servent à la nage. Chez la femelle, les œufs en développement sont attachés aux pléopodes et les embryons sont couvés jusqu'à l'éclosion. Chez les mâles, les deux premières paires de pléopodes sont modifiées en gonopodes impliqués dans le transfert du sperme lors de la copulation. L'abdomen se prolonge par un telson. Ce dernier, au niveau duquel s'ouvre l'anus, est flanqué de chaque côté par les appendices biramés du dernier segment abdominal, les uropodes. Telson et uropodes forment une palette natatoire utilisée pour la nage et les réactions d'échappement.



**FIGURE 14.21**

**Ordre des Décapodes.** Les homards, crevettes, écrevisses et crabes font partie de cet ordre, le plus vaste des crustacés. La photo montre le homard *Homarus amrericanus*.



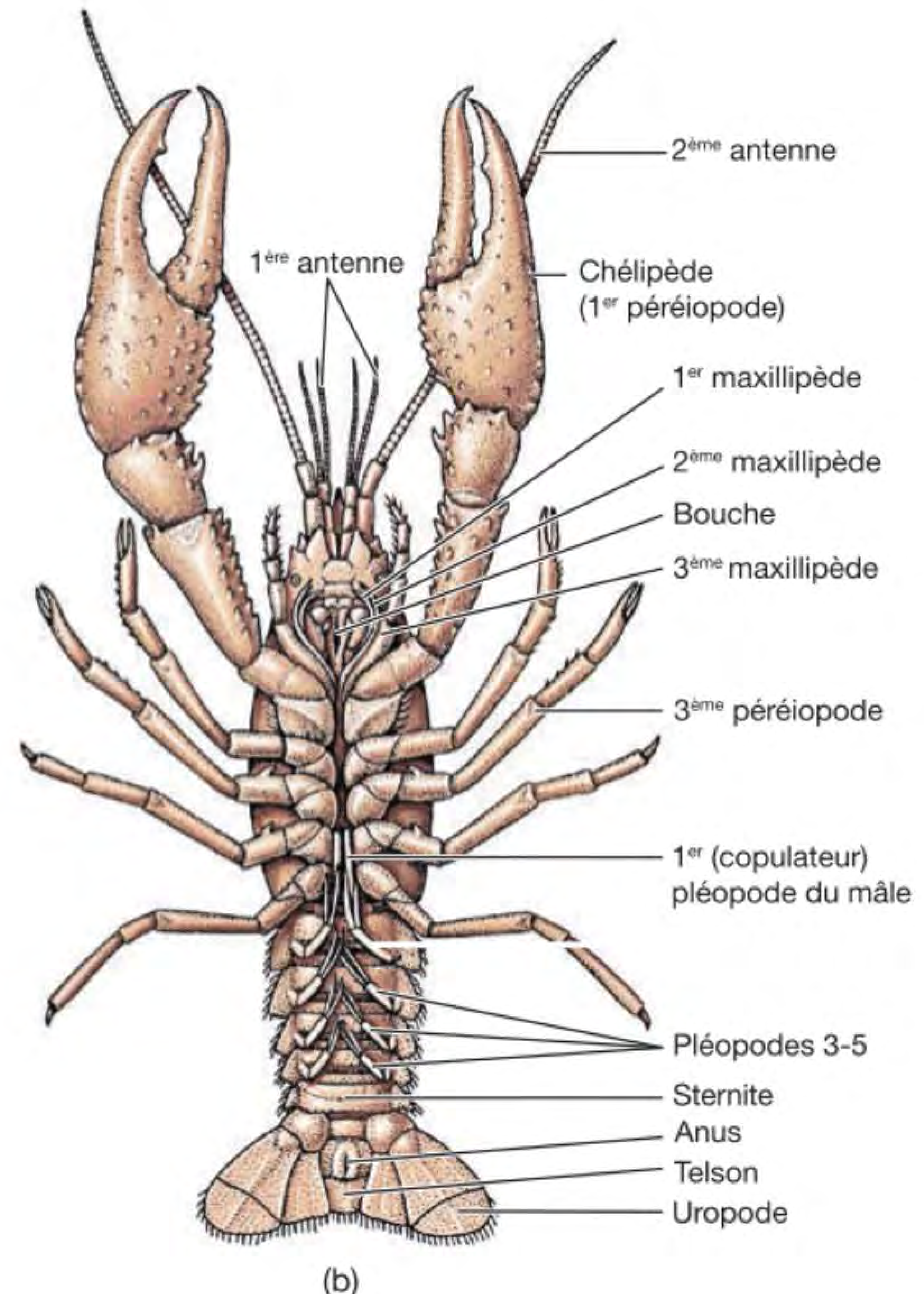




**FIGURE 14.22**

**Structure externe d'une écrevisse mâle.** (*a*) Vue dorsale. (*b*) Vue ventrale.

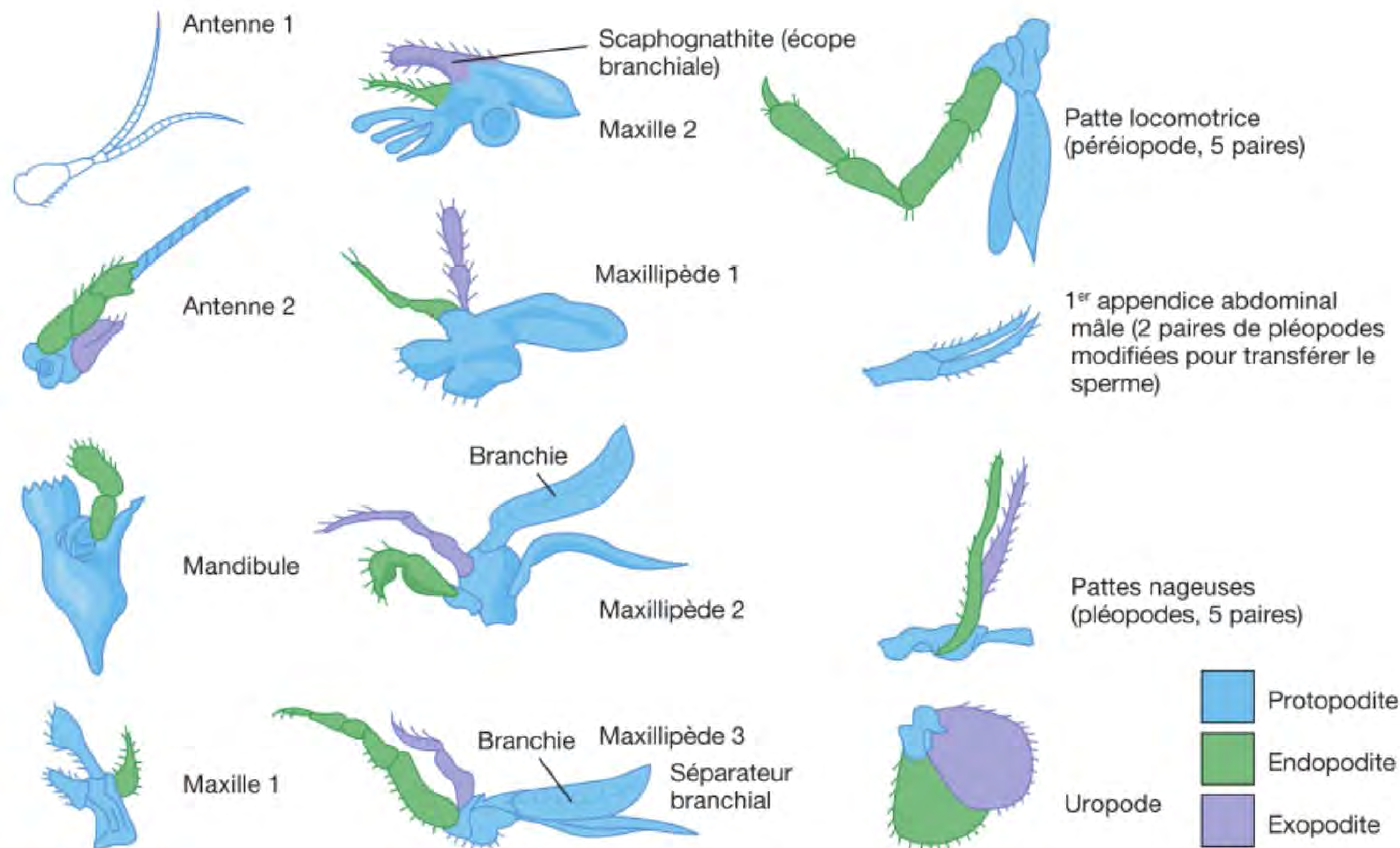



**FIGURE 14.23**

**Appendices de l'écrevisse.** Appendices ordonnés selon une séquence. Les structures homologues de chaque appendice ont un code couleur. L'origine et l'homologie des antennes de la première paire sont incertaines.

Tous les appendices des crustacés, à l'exception de la première paire d'antennes, ont évolué à partir d'une forme ancestrale biramée comme le prouve le développement embryonnaire. (Les premières antennes apparaissent d'abord comme des appendices uniramés et acquièrent secondairement la forme branchée. L'écrevisse et les organismes qui leur sont étroitement apparentés sont les seuls à avoir les premières antennes à deux rames). Les structures, comme les appendices biramés d'une écrevisse, dont la forme dérive d'une organisation commune ancestrale et qui se développent de façon similaire au niveau de chaque segment du corps de l'animal sont qualifiées d'**homologues sériées**.

L'écrevisse est prédatrice d'autres invertébrés, se nourrit aussi de matière végétale et d'animaux morts en cours de décomposition. Le tube digestif antérieur comprend un estomac volumineux, dont une partie est spécialisée dans le broyage. Une glande digestive sécrète les enzymes et absorbe les produits de la digestion. L'intestin ou tube digestif moyen fait suite à l'estomac. Le tube digestif postérieur, court, aboutit à l'anus et joue un rôle important dans la régulation de l'eau et des ions (Figure 14.24*a*).

Comme décrit précédemment, les branchies de l'écrevisse sont fixées à la base de certains appendices du céphalothorax. Elles sont localisées dans une chambre branchiale qui occupe l'espace situé entre la carapace et la paroi latérale du corps (Figure 14.24*b*). Le battement du scaphognathite de la seconde paire de mâchoires entraîne l'eau antérieurement au travers de la chambre branchiale. Oxygène et dioxyde de carbone sont échangés entre le sang et l'eau au niveau des surfaces branchiales et un pigment respiratoire, l'hémocyanine, transporte l'oxygène dans le plasma sanguin.

La circulation chez l'écrevisse est similaire à celle des autres arthropodes. Des artères dorsale, antérieure et postérieure, partent du cœur musculaire. Des branches de ces vaisseaux se déversent dans des sinus de l'hémocœle. Le sang qui retourne au cœur est collecté dans un sinus ventral puis circule dans les branchies et pénètre dans le sinus péricardiaque qui entoure le cœur (Figure 14.24*b*).

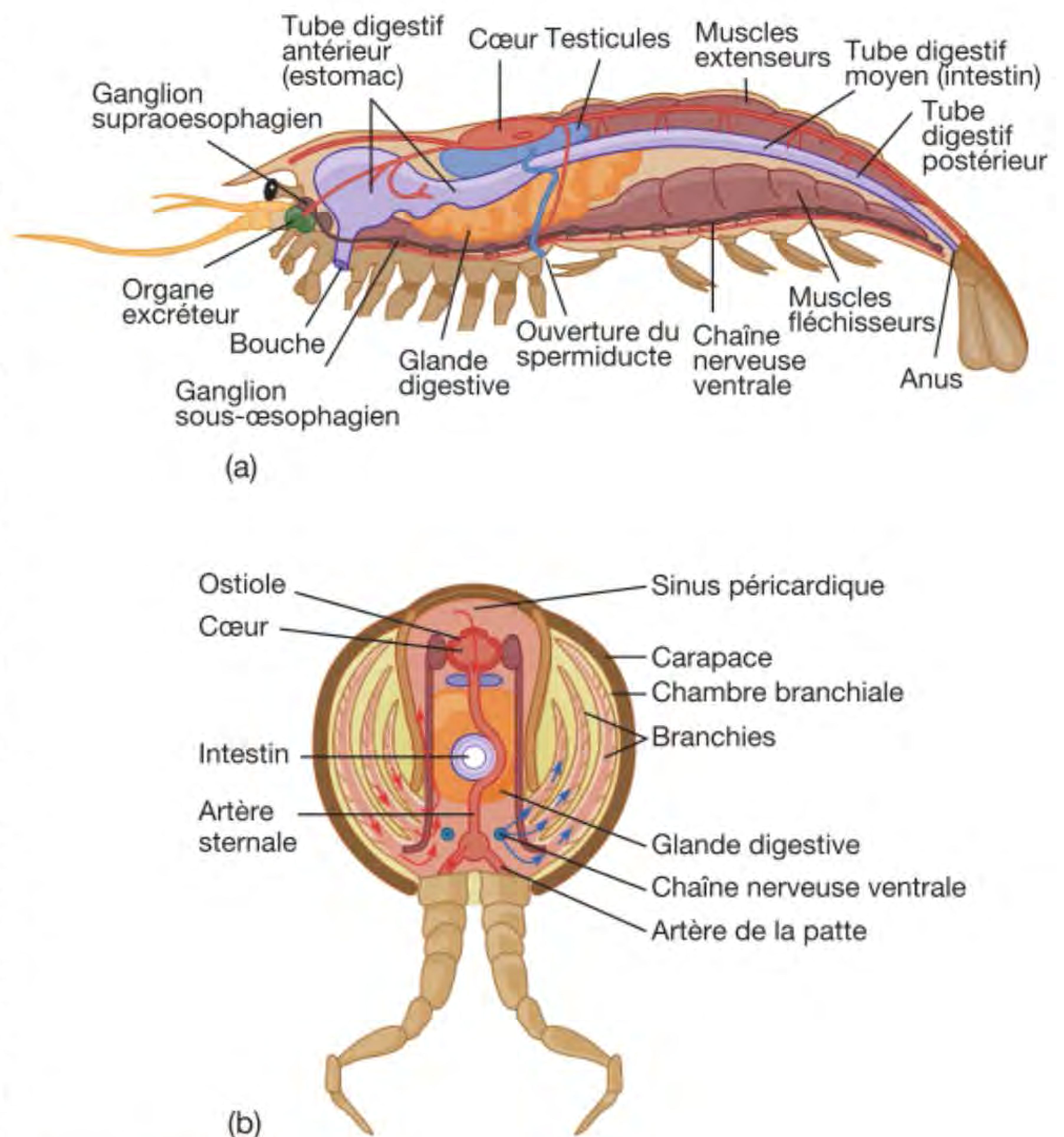



**FIGURE 14.24**

**Organisation interne de l'écrevisse.** (*a*) Vue latérale d'un mâle. Chez la femelle, l'ovaire occupe la même place que le testicule chez le mâle, mais les gonoductes s'ouvrent à la base du troisième péréiopode. (*b*) Section transversale du thorax dans la région du cœur. Dans ce diagramme, les branchies sont attachées plus haut qu'en réalité pour bien montrer le trajet suivi par le sang (flèches).

Le système nerveux des crustacés présente des points de similitude avec celui des annélides et des arachnides. Primitivement il a la forme d'une échelle. Chez les crustacés supérieurs la tendance est à la centralisation et la céphalisation. Les écrevisses ont des ganglions supra et sous-œsophagiens qui reçoivent les informations sensorielles de récepteurs céphaliques et qui contrôlent les appendices de cette région. Les nerfs ventraux et les ganglions segmentaires fusionnent. Des neurones géants, dans la chaîne ventrale, sont responsables des réactions d'échappement (Figure 14.24*a*). Les impulsions qui parcourent ces neurones en direction postérieure entraînent la contraction alternative des muscles fléchisseurs puis extenseurs provoquant la flexion de l'abdomen (la force de propulsion) puis son extension (la force de récupération). Le telson et les uropodes, forment une palette qui propulse l'écrevisse en arrière.

En plus des antennes, les structures sensorielles de l'écrevisse comprennent les yeux composés, les yeux simples, les statocystes, des chémorécepteurs, des propriorécepteurs et des soies tactiles. Les récepteurs chimiques sont largement distribués sur les appendices et sur la tête. Beaucoup de soies recouvrant les pièces buccales et les antennes sont des chémorécepteurs gustatifs et de détection des phéromones. Une paire de statocystes se situe à la base des premières antennes. Un statocyste est une invagination en cupule de l'exosquelette qui contient des soies et des grains de sable cimentés en une structure appelée statolithe. Les mouvements de l'écrevisse déplacent le statolithe et déforment les soies. Les statocystes fournissent des informations sur le mouvement, l'orientation par rapport à la force de gravité et les vibrations du substrat. En raison de sa nature cuticulaire, le statocyste est remplacé à chaque mue. Le sable est incorporé au statolithe lorsque l'écrevisse s'enfouit dans le sable. Des récepteurs tactiles, impliqués notamment dans l'équilibre ou la position dans l'espace sont localisés sur les appendices et au niveau des articulations. Quand un crustacé marche ou est à l'arrêt, les récepteurs d'étirement des articulations sont stimulés. Les crustacés détectent les changements dans les modalités de stimulation. Ces récepteurs, largement distribués, sont particulièrement importants pour les crustacés qui sont dépourvus de statocystes.

Les yeux composés des écrevisses sont montés sur des pédoncules oculaires mobiles. Ils sont composés de 25 à 14 000 récepteurs individuels appelés ommatidies. Les yeux de ce type sont également présents chez les insectes. Leur structure et fonction sont détaillées et discutés dans le Chapitre 15. Les larves de crustacés ont un photorécepteur unique, médian et structuré autour de quelques sensilles. Ces yeux simples, appelés ocelles, permettent aux larves de s'orienter vers la lumière ou de s'en éloigner, mais ne forment pas d'images (N. d. T. comme déjà mis en remarque, appeler les ocelles des yeux, même simples, est incorrect. Les yeux assurent la vision, les ocelles, non). Beaucoup de larves sont planctoniques et utilisent les ocelles pour s'orienter par rapport à la surface de l'eau.

Le système endocrinien d'une écrevisse contrôle différentes fonctions comme la mue, la détermination du sexe et les changements de couleur. Les glandes endocrines libèrent des hormones dans le sang qui agissent sur des tissus cibles dont ils induisent la réponse. Chez les crustacés la fonction endocrinienne est majoritairement assurée par le système nerveux. Les substances élaborées et libérées par le tissu nerveux sont des neuroscrétions. Les organes X, neuroendocriniens, sont localisés dans les pédoncules oculaires. À chaque organe X est associée une glande du sinus qui accumule puis largue les neurosécrétions. D'autres glandes, les organes Y, ne sont pas directement associées au tissu nerveux. Ils sont localisés au voisinage de la base des maxilles. L'ensemble organe X et organe Y contrôlent la mue. L'organe X produit la neurohormone inhibitrice de la mue (MIH, N. d. T.) et la glande du sinus la libère. L'organe Y en est la cible. Tant que la neurohormone est présente, l'organe Y est inactif. Certaines conditions bloquent la libération de la neurohormone inhibitrice. L'organe Y est alors activé, produit de l'ecdysone ou hormone de mue et la mue est initiée. (Les conditions sont souvent complexes et propres à chaque espèce. L'état nutritionnel, la température, la photopériode sont quelques-uns des facteurs impliqués). D'autres hormones, qui facilitent la mue, ont été identifiées. Le facteur accélérateur de la mue est l'un d'entre eux.

Les glandes androgènes, localisées dans le céphalothorax des mâles, exercent également une fonction endocrinienne. (Les femelles possèdent des rudiments de ces glandes au cours de leur développement mais elles ne deviennent pas matures). Les hormones androgènes induisent le développement des testicules et d'autres caractéristiques des mâles, comme les gonopodes. L'ablation de ces glandes entraîne l'apparition de caractères femelles ; leur implantation expérimentale chez des femelles provoque le développement de testicules et la différenciation de gonopodes.

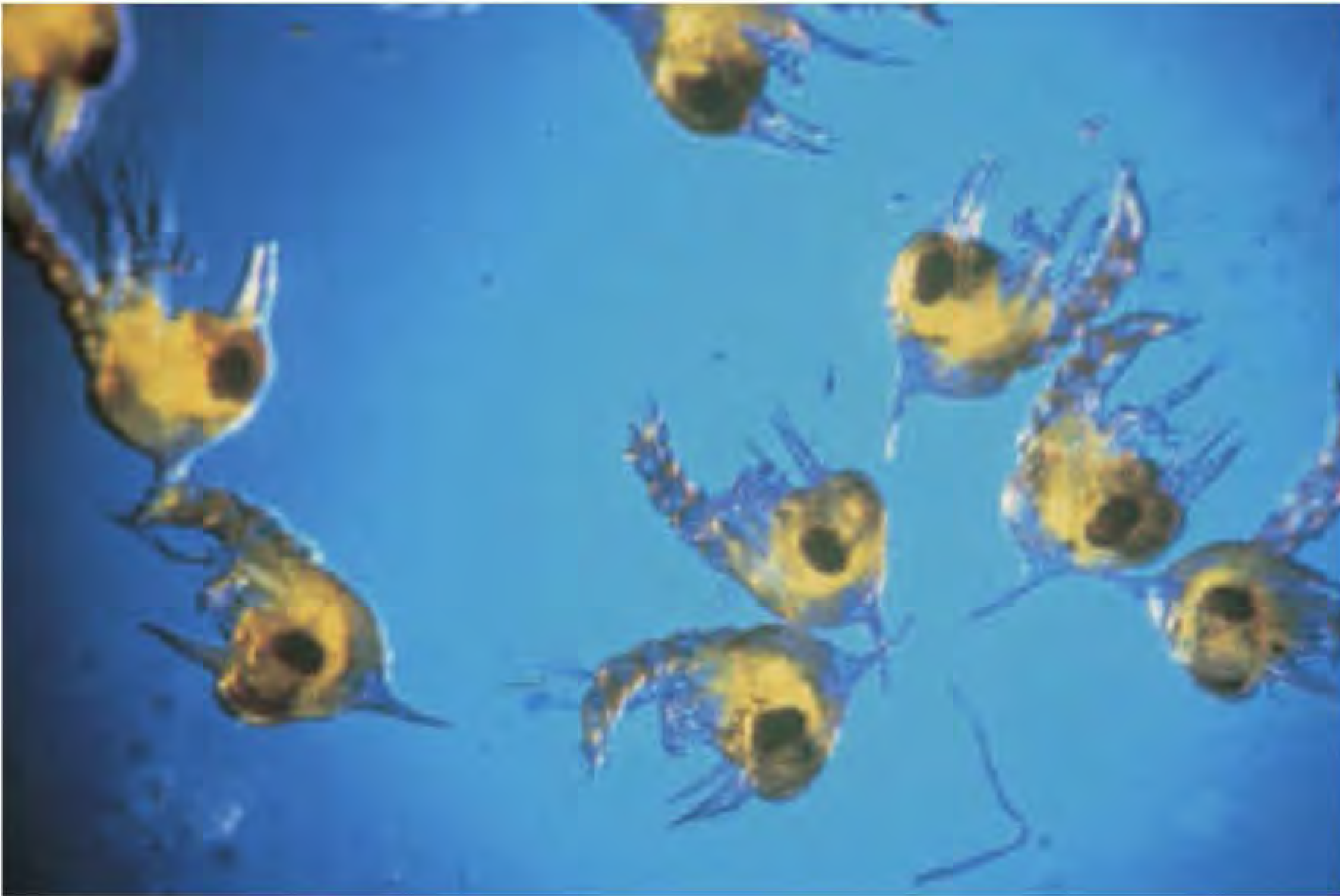
Les hormones régulent beaucoup d'autres fonctions des crustacés. Elles comprennent, entre autres, le développement des structures de couvaison des femelles en réponse aux hormones ovariennes, le contrôle saisonnier des fonctions ovariennes, le contrôle du rythme cardiaque et des changements de couleur du corps par des hormones produites par les pédoncules oculaires.

Les organes excréteurs de l'écrevisse sont les glandes antennaires ou glandes vertes, localisées à la base des antennes de la deuxième paire et de couleur verte chez l'animal vivant. Chez d'autres crustacés les organes s'ouvrent à la base de la seconde paire de maxilles et portent le nom de glandes maxillaires. Elles sont structuralement similaires aux glandes coxales des arachnides et ont vraisemblablement une origine évolutive commune. Les produits de l'excrétion résultent de la filtration du liquide circulant (N. d. T. l'auteur utilise le terme de sang, le traducteur préfère celui d'hémolymphe qui caractérise tout système circulatoire ouvert, utiliser liquide circulant permet d'être neutre de se situer au-dessus du débat). Les ions, les sucres et les acides aminés sont réabsorbés dans le tubule et l'urine excrétée est très diluée. Comme pour la plupart des animaux aquatiques, l'ammoniaque est le produit d'excrétion azotée majeure. L'excrétion, chez l'écrevisse, s'effectue également par diffusion à travers certaines parties fines de l'exosquelette. Bien que toxique, l'ammoniaque est très soluble dans l'eau qui la dilue rapidement. Tous les crustacés d'eau douce doivent faire face à un influx continuel d'eau et à et une perte d'ions. L'élimination de l'eau excédentaire et la réabsorption des ions deviennent donc des fonctions importantes. Les surfaces branchiales jouent un rôle important dans l'excrétion de l'ammoniaque et dans l'osmorégulation.

L'écrevisse, comme tous les autres crustacés à l'exception des barnacles, est dioïque. Les gonades sont dans la région dorsale du thorax et les gonoductes s'ouvrent à la base de la troisième paire (chez les femelles) ou de la cinquième paire (chez les mâles) de péréiopodes. L'accouplement intervient juste après une mue de la femelle. Le mâle renverse la femelle sur le dos et dépose les spermatozoïdes non flagellés près des orifices génitaux. La fertilisation intervient lorsque les œufs sont expulsés. Les œufs sont collés aux pléopodes de la femelle. Leurs mouvements ventilatoires assurent une aération permanente des œufs. Le développement post-embryonnaire de l'écrevisse est direct ; à l'éclosion les œufs produisent des adultes miniatures (des juvéniles N. d. T.). Beaucoup d'autres crustacés ont une larve planctonique nageuse appelée nauplius (Figure 14. 25*a*). Chez certains, le nauplius se métamorphose en un juvénile. Les crabes et leurs proches ont un second stade larvaire



(a)



(b)

**FIGURE 14.25**

**Larves de Crustacés.** (*a*) Larve nauplius d'un barnacle (balane)(0,5 mm). (*b*) Larves Zoe (1 mm) d'un crabe (*Pachygrapsus crassipes*).




appelé zoé (Figure 14.25*b*). Quand tous les caractères de l'adulte sont présents, à l'exception de la maturité sexuelle, le crabe immature est appelé postlarve.

L'ordre des Euphausiacées renferme le krill (*voir Figure 14.2*). Les euphausiacées sont des éléments importants du zooplancton de tous les océans. Ils entreprennent des migrations verticales quotidiennes des profondeurs océaniques durant les heures du jour aux eaux de surface durant la nuit. L'essaimage est fréquent et la plupart sont bioluminescents. La bioluminescence a vraisemblablement pour origine les dinoflagellés bioluminiscents dont ils se nourrissent (*voir Chapitre 8*). Le phytoplancton étant à la base des réseaux alimentaires, le krill sert de nourriture à beaucoup d'autres organismes. Le krill de l'antarctique est la source de nourriture de 6 espèces de baleines, plus de 100 espèces de poissons, 35 espèces d'oiseaux, 7 espèces de phoques et 20 espèces de calmars (*voir Figure 6.10*). On estime que la biomasse du krill de l'Antarctique dépasse 500 millions de tonnes et que plus de la moitié de cette biomasse est consommée annuellement. De part le monde, approximativement 100 000 à 200 000 tonnes de krill sont récoltées et utilisées pour l'aquaculture (exemple élevage des saumons), comme nourriture pour les aquariums et la consommation humaine. Au Japon, le krill est consommé sous le nom d'*okiami* et le krill est traité pour le secteur santé-alimentaire dans le monde entier. L'année 1990 a vu un déclin dramatique des populations de krill autour de l'Antarctique et du Japon. La Convention pour la Conservation des Ressources Vivantes Marines de l'Antarctique (CCAMLR) est un consortium de 24 pays membres qui a fixé des quotas de capture de krill pour assurer des récoltes durables.

Deux autres ordres de Malacostracés renferment des membres familiers pour la plupart des gens. Celui des Isopodes inclut les « pilule-bugs ou cloportes ». Ils sont aplatis dorso-ventralement, occupent des habitats aquatiques ou terrestres et se nourrissent de matière animale et de plantes en cours de décomposition. Certains sont modifiés pour s'accrocher à d'autres animaux dont ils se nourrissent. Les isopodes terrestres vivent sous les pierres, les rondins de bois et dans la litière (Figure 14.26*a*). Les membres de l'ordre des Amphipodes ont un corps comprimé latéralement qui leur donne l'apparence de crevettes. Les amphipodes se déplacent en rampant ou nageant sur leurs côtés le long du substrat. Quelques espèces sont modifiées pour fouir, grimper ou sauter (Figure 14.26*b*). Les amphipodes sont des détritivores et quelques espèces sont parasites.



(a)



(b)

**FIGURE 14.26**

**Ordres des Isopodes et des Amphipodes.** (*a*) Certains isopodes se roulent en boules quand ils sont perturbés ou en cas de sécheresse – d'où le nom de « pilules bogues ». *Armadillidium vulgare* est montré ici. (*b*) Cet amphipode (*Orchestoidea californiana*) reste quelque temps hors de l'eau en sautant sur le sable des plages – d'où le nom de « puce de sable ».




# ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

## Une écrevisse de grotte (*Cambarus aculabrum*)

**Statistiques vitales**

**Classification :** Phylum des Arthropodes, classe des Malacostracés, ordre des décapodes

**Habitat :** Deux grottes calcaires du nord-ouest de l'Arkansas

**Nombre restant :** 33

**Statut :** En danger

**Histoire naturelle et statut écologique**

On sait très peu de choses sur cette espèce qui n'a même pas un nom commun distinct de celui des autres écrevisses des grottes. Elle vit strictement dans les grottes, et comme tout animal cavernicole obligatoire, n'est pas pigmentée et n'a pas d'yeux fonctionnels, mais les autres organes sensoriels sont très développés (Figure 14.1). De telles adaptations morphologiques portent le nom de « troglomorphie » et leurs origines font l'objet de débats. Certains spécialistes des grottes (biospéléologues) pensent que le manque de ressources alimentaires a sélectionné ces caractères qui conservent l'énergie. D'autres avancent que dans les grottes les prédateurs sont absents et les pressions sélectives qui maintiennent les organes fonctionnels (par exemple la vision qui aide à la détection des prédateurs) font défaut et ainsi les structures qui ne servent pas dégénèrent suite à l'accumulation de mutations. Cette espèce a été trouvée dans deux grottes seulement de Benton County, Arkansas (Figure 14.2). Dans l'une coule un cours d'eau de 2 km et un lac souterrain est présent. En une visite les chercheurs ont dénombré jusqu'à 24 écrevisses. La seconde grotte est un habitat moins hospitalier et seules neuf écrevisses ont pu être observées. Bien que des habitats souterrains inaccessibles aux chercheurs doivent exister et sont susceptibles d'héberger des individus, les visites de grottes dans la région de Ozarks, menées de 1990 à 2000, n'ont pas permis de découvrir d'autres populations de cette espèce.



**FIGURE 14.1 Une crevette de grotte (*Combarus aculabrum*).** Noter l'absence de pigmentation et la réduction des yeux qui sont souvent caractéristiques des invertébrés cavernicoles (troglodytes).




**FIGURE 14.2** La distribution de *Cambarus aculabrum*.

Ces écrevisses sont petites et se localisent habituellement près de la bordure des cours d'eau et des flaques d'eau souterrains. Des femelles porteuses d'œufs ou de jeunes n'ont jamais pu être observées. Les mâles reproducteurs sont présents d'octobre à janvier. On suppose qu'elles ont une très longue durée de vie, supérieure à celle des écrevisses de surface, peut-être aussi longue que celle des humains.

La menace majeure qui pèse sur cette écrevisse est la pollution des eaux souterraines. La source principale de cette pollution a pour origine les opérations agricoles et la présence de fosses septiques au voisinage des grottes. Les sols dans cette aire sont peu profonds et les polluants peuvent passer directement dans les réservoirs d'eau souterraine au sein de fractures de la roche calcaire. L'utilisation des pesticides et les déversements accidentels de produits chimiques toxiques sont aussi des menaces potentielles. Une grotte est entourée par le développement d'une communauté de retraite composé de plus de 36 000 lots. La pollution de la fosse septique et l'altération de l'hydrologie par un vaste trottoir sont des préoccupations importantes pour la survie des écrevisses de cette grotte. Il n'existe aucune documentation indiquant que les populations actuelles sont très petites suite à une contamination antérieure. Le statut d'espèce menacée est justifié parce que la contamination actuelle et future pourrait rapidement éliminer de telles populations petites et locales. Le travail le plus important fait sur cette espèce d'écrevisse est supporté par le Subterranean Biodiversity Project, Department of Biological Sciences, University of Arkansas.

## Classe des Branchiopodes

Les membres de cette classe vivent principalement dans les eaux douces. Tous ont des appendices aplatis (les branchiopodes sont des phyllopodes, autre nom sous lequel la classe est connue N. d. T.), foliacés impliqués dans la respiration, la nutrition par filtration et la locomotion.

Les fées crevettes et les crevettes de saumure (les artémies N. d. T.) font partie de l'ordre des Anostracés. Les premières vivent dans les mares temporaires que les dégels de printemps et les pluies forment. Les œufs sont couvés et, quand la femelle meurt et que la mare commence à s'assécher, les embryons entrent en dormance, protégés par une capsule résistante. Les embryons restent tapis dans le plancher forestier jusqu'à ce qu'au printemps suivant la mare se remplisse à nouveau. Ils éclosent alors et donnent des larves nauplius (un nauplius, des nauplii N. d. T.). Les animaux, le vent, ou les courants d'eau peuvent transporter les embryons dans d'autres sites. Leur cycle de vie court et incertain est une adaptation à la vie dans des mares soumises à assèchement. La vulnérabilité de ces crustacés qui se déplacent lentement et qui sont sans défense explique probablement le fait qu'ils occupent principalement des



**FIGURE 14.27**

**Classe des Branchiopodes.** Le cladocère puce d'eau (*Daphnia*). Vue latérale (2 mm). Noter la grande taille de la seconde antenne qui est utilisée pour le déplacement et les œufs portés sous la carapace.

mares temporaires c'est-à-dire un habitat où les prédateurs de taille importante sont peu nombreux. Les artémies produisent également des formes embryonnaires de résistance. Elles vivent dans les lacs salés et les mares (exemple le Grand Lac Salé dans l'Utah).

Les membres de l'ordre des Cladocères sont communément appelés puces d'eau (Figure 14.27). Leur corps est recouvert d'une grande carapace et ils nagent en poussant la seconde paire d'antennes vers l'arrière, de façon brusque et répétée créant ainsi un déplacement par saccades. Les femelles se reproduisent par parthénogenèse (sans fécondation) au printemps et en été et peuvent ainsi peupler rapidement une mare ou un lac. Les œufs sont couvés dans une chambre spéciale ménagée sous la carapace. À la mue suivante, la chambre, libérée, flotte ou se dépose sur le fond de la mare ou du lac. En réponse à une chute de la température, un changement de la photopériode ou une raréfaction de la nourriture, les femelles produisent des œufs qui se développent parthénogénétiquement, à l'origine de mâles et de femelles. La reproduction sexuée s'installe et les œufs fécondés qui en résultent, dits « œufs d'hiver », sont résistants et éclosent au printemps.

## Classe des Maxillopodes

Cette classe renferme une variété de crustacés de petite taille (exception des barnacles) et parfois de formes bizarres qui sont reconnaissables à leur corps, court, subdivisé en une combinaison unique de cinq segments céphaliques, six thoraciques, quatre abdominaux et un telson. De façon intéressante, une sous-classe, celle des Pentastomides, regroupe des parasites des voies respiratoires des reptiles, des oiseaux et des mammifères. Jusqu'à très récemment, ces animaux n'étaient pas considérés comme des crustacés et constituaient un phylum à part. Leur intégration parmi les maxillopodes tient compte d'études menées sur l'ADN ribosomal. Deux groupes de maxillopodes, les copépodes et les barnacles, sont décrits ci-après.

### *Sous-classe des Copépodes*

Les copépodes (Gr. *kope*, aviron + *podos*, pied) comprennent certains des crustacés les plus abondants (*voir Figure 14.1*). Les espèces occupent les habitats marins et d'eau douce. Les copépodes ont un corps cylindrique et sont pourvus d'un ocelle médian qui se différencie au stade nauplius et persiste chez l'adulte (« œil nauplien » N. d. T.). La première paire d'antennes (et les appendices thoraciques en général) est modifiée pour la nage, l'abdomen ne porte pas d'appendices. La plupart des copépodes sont planctoniques et utilisent la seconde paire de mâchoires pour filtrer la nourriture. Leur importance dans les réseaux trophiques marins a été signalée dans la « Perspective évolutive » qui a ouvert ce chapitre. Quelques copépodes vivent sur le fond, quelques autres sont prédateurs, d'autres sont des commensaux ou des parasites d'invertébrés marins, de poissons ou de mammifères marins.

### *Sous-classe des Thécostracés*

Les barnacles sont membres de l'infraclasse des Cirripèdes. Ils sont sessiles et les adultes sont profondément modifiés (Figure 14.28*a*). Ils sont exclusivement marins et comptent à peu près 1 000 espèces.

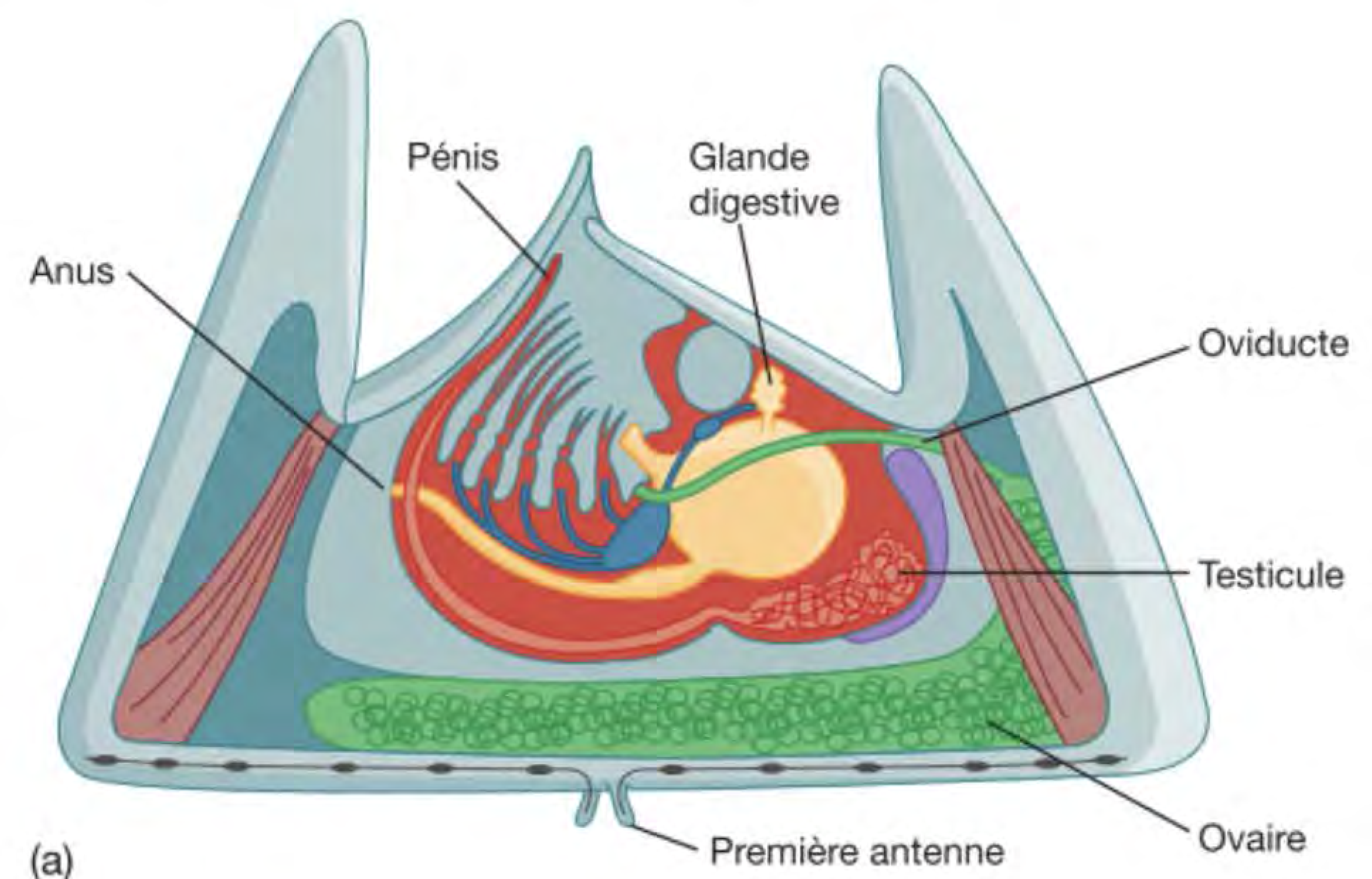
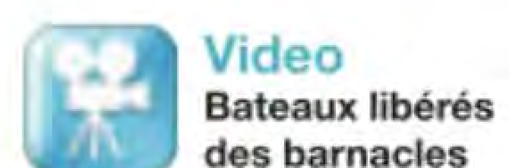






**FIGURE 14.28**

**Classe des Maxillopodes, Infraclasse des Cirripèdes.** (*a*) Structure interne d'un barnacle (balane) sessile. (*b*) Barnacles pédonculés ou anatifes (N. d. T) (balanes cols de cygne) (*Lepas*).



La larve planctonique nauplius est suivie d'un deuxième stade larvaire planctonique, la larve cypris, qui a une carapace bivalve. Les larves cypris s'attachent au substrat par leur première paire d'antennes et se métamorphosent. Au cours du processus, l'abdomen est réduit et le tractus digestif prend une forme en U. Les appendices thoraciques sont transformés pour filtrer la nourriture et l'amener à la bouche. Des plaques calcaires recouvrent, chez l'adulte, la carapace larvaire.

Les barnacles se fixent à des substrats variés, saillies rocheuses, fonds de bateaux, baleines et autres animaux. Certains s'attachent au moyen d'un pédoncule (les anatifes, N. d. T.), d'autres sont sessiles et sont appelés balanes. Les barnacles qui colonisent les fonds de bateaux réduisent la vitesse de ces derniers et provoquent une consommation accrue de fuel. Du temps, du travail et de l'argent ont été dévolus à la recherche de moyens capables de garder les coques libres de tout barnacle.

Certains barnacles sont des parasites profondément modifiés. L'évolution vers le parasitisme est probablement la conséquence logique de la vie fixée sur d'autres animaux.

### Synthèse de la section 14.8

Les membres du sous-phylum des crustacés sont caractérisés par la présence de deux paires d'antennes. Ils possèdent également des appendices biramés. Le sous-phylum comprend cinq classes. Les représentants les plus communs sont les crabes, les homards, et les écrevisses (classe des Malacostracés) ; les crevettes fées, crevettes de saumure et les cladocères (classe des Branchiopodes) ; les copépodes et les barnacles (classe des Maxillopodes). Les adaptations aux environnements aquatiques sont marquées par la présence de branchies et d'appendices biramés souvent modifiés pour la locomotion et la nutrition.

***Comment le concept d'homologie sériée peut-il être mis en relation avec le concept d'homologie qui a été introduit dans le Chapitre 4 ?***

## 14.9 Considérations phylogénétiques supplémentaires

### Compétence à acquérir

1. Expliquer pourquoi les chélicérates ancestraux sont si importants pour l'évolution des arthropodes.

Comme le titre du chapitre l'indique, les arthropodes ont connu un grand succès. La preuve est apportée par la diversité des formes et des modes de vie des copépodes, crabes, homards, écrevisses et barnacles qui témoigne d'une réelle radiation adaptative. Rares sont les environnements aquatiques qui ne renferment pas de crustacés.

Le sous-phylum des Chélicérates est très important sur le plan évolutif même s'il renferme moins d'espèces et d'individus que beaucoup de groupes de crustacés. Leur exosquelette et l'évolution de leurs systèmes excréteur et respiratoire qui minimisent les pertes d'eau laissent supposer que les membres ancestraux de ce sous-phylum devaient être les premiers animaux terrestres. Les chélicérates, toutefois, ne sont pas les seuls arthropodes terrestres. En nombres d'espèces et d'individus, ils sont largement dominés, dans ces habitats, par les insectes et les organismes apparentés. Ces groupes et les relations évolutives à l'intérieur de l'ensemble du phylum font l'objet du Chapitre 15.

### Synthèse de la section 14.9

Le succès des crustacés dans les milieux aquatiques est indéniable. L'évolution de l'exosquelette et des structures excrétrice et respiratoire a permis aux chélicérates ancestraux de devenir les premiers animaux terrestres.

***Quel groupe de crustacés inclut quelques espèces exclusivement terrestres ?***

## Résumé

**14.1 Perspective évolutive**

Les Arthropodes sont membres des Ecdysozoaires et sont étroitement apparentés aux Nématodes, Nématomorphes, Kinorhynques et autres.

Les arthropodes actuels sont divisés en quatre sous-phyla : Chélicérates, Crustacés, Hexapodes et Myriapodes. Tous les membres d'un cinquième phylum, les Trilobitomorphes, sont éteints.

**14.2 Métamérisation et tagmatisation**

Les arthropodes sont métamérisés. La métamérie interne est souvent réduite.

La tagmatisation se traduit par une spécialisation du corps de l'arthropode dans la réalisation de fonctions spécifiques.

**14.3 L'exosquelette**

L'exosquelette couvre la surface entière du corps de l'arthropode. C'est un support structural qui assure également la protection. Il empêche les pertes d'eau et offre des points d'appui pour l'attache des muscles.

L'exosquelette doit être périodiquement éliminé pour faciliter la croissance

**14.4 L'hémocœle**

Il fournit une cavité dans laquelle les organes internes baignent dans le liquide du système circulatoire ouvert.

**14.5 Métamorphose**

La métamorphose a contribué au succès des arthropodes en réduisant la compétition entre les stades immatures et adultes.

**14.6 Sous-phylum des Trilobitomorphes**

Les membres de ce sous-phylum éteint avaient un corps ovale, aplati subdivisé en trois tagmes et trois lobes longitudinaux. Les appendices étaient biramés.

**14.7 Sous-phylum des Chélicérates**

Le sous-phylum a des membres dont le corps est divisé en prosoma et opisthosoma. Ils possèdent également une paire d'appendices nutritionnels appelés chélicères.

Les limules et les scorpions d'eau géants appartiennent à la classe des Mérostomes.

La classe des Arachnides comprend les araignées, les mites, les tiques, les scorpions et autres. Leur exosquelette les préadapte aux habitats terrestres.

Les araignées de mer sont les seuls membres de la classe des Pycnogonides.

**14.8 Sous-phylum des Crustacés**

Les membres sont caractérisés par deux paires d'antennes et des appendices biramés. Tous les crustacés, sauf quelques isopodes, sont aquatiques.

La classe des Malacostracés comprend les crabes, homards, écrevisses, crevettes, isopodes et amphipodes. C'est la plus importante par le nombre d'espèces, qui renferme les formes les plus grandes.

Les membres de la classe des Branchiopodes ont des appendices aplatis et foliacés. Comme exemples on peut citer les crevettes fées, les crevettes de saumure et les puces d'eau.

La classe des Maxillopodes inclut les copépodes et les barnacles.

**14.9 Considérations phylogénétiques supplémentaires**

Malgré le succès des crustacés dans les milieux aquatiques et l'importance des chélicérates comme premiers animaux terrestres, les insectes et les organismes apparentés, par le nombre d'espèces et d'individus, sont les arthropodes dominants.

## Questions de révision sur les concepts

1. Un seul des taxa suivants ne fait pas partie, avec les Arthropodes, du groupe des Ecdysozoaires. Lequel ?
   a. Nématodes
   b. Mollusques
   c. Nématomorphes
   d. Kinorhynques
2. La couche interne de l'exosquelette d'un arthropode est appelée___________. Elle contient de la chitine et sa région externe est durcie.
   La couche la plus externe est lipidique et imperméable à l'eau. Lequel des termes suivants convient-il de placer dans l'espace blanc de la première affirmation ?
   a. épicuticule
   b. procuticule
   c. hypoderme
   d. membrane basale
3. Les membres de la classe des ___________ incluent les araignées, scorpions, tiques et mites.
   a. Mérostomes
   b. Arachnides
   c. Pycnogonides
   d. Branchiopodes
   e. Malacostracés
4. Les membres de la classe des _________________ incluent les homards, crevettes et krill.
   a. Mérostomes
   b. Arachnides
   c. Pycnogonides
   d. Branchiopodes
   e. Malacostracés
5. L'ablation de l'organe X d'une écrevisse devrait
   a. l'empêcher d'entreprendre l'ecdysis.
   b. l'empêcher de devenir adulte.
   c. promouvoir une ecdysis prématurée.
   d. convertir un mâle en une femelle.

## Questions d'analyse et d'application

1. Qu'est-ce que la tagmatisation et quel est son avantage pour les animaux métamérisés ?
2. Expliquez comment l'exosquelette, bien que se présentant comme une armure ou une cuirasse, permet le mouvement et la croissance.
3. Pourquoi l'exosquelette des arthropodes est-il souvent cité comme cause majeure du succès des arthropodes ?
4. Expliquez en quoi les systèmes excréteurs et respiratoires des arachnides ancestraux ont probablement préadapté ces organismes aux habitats terrestres.



# 15

# Les hexapodes et myriapodes : les victoires de la vie terrestre

## Plan du chapitre



## 15.1 Perspective évolutive

### Compétence à acquérir

1. Décrire les facteurs qui ont promu la dominance évolutive des insectes dans les habitats terrestres.

Pour pratiquement tous leurs caractères, les insectes sont couronnés de succès. Les zoologistes ont décrit approximativement 750 000 espèces et certains estiment que le nombre réel devrait s'élever à 30 millions ! La plupart des espèces non encore décrites sont dans les forêts tropicales humides. Puisque les espèces décrites représentent 75 % de toutes les espèces vivantes actuelles, le nombre total d'espèces d'insectes décrites et non décrites écrase tous les autres organismes vivants. Bien que les espèces d'insectes parasites et vivant dans les eaux douces soient nombreuses, le succès des insectes est largement dû à leur capacité à exploiter les habitats terrestres (Figure 15.1).

À la fin du Silurien et au début du Dévonien (il y a 400 millions d'années), les environnements terrestres n'étaient pas occupés par les animaux. Des herbacées basses et les premières forêts commençaient à fleurir et suffisamment d'ozone s'était accumulé dans la haute atmosphère pour filtrer les radiations ultraviolettes solaires. Les animaux avec des traits adaptatifs leur permettant de vivre sur terre disposaient d'une production photosynthétique riche et, contrairement aux habitats marins, n'étaient pas en compétition avec d'autres animaux pour les ressources. Toutefois, les problèmes associés à la vie terrestre étaient importants. Ils concernaient le support et le déplacement hors de l'eau qui étaient difficiles ainsi que la régulation de l'eau, des ions (électrolytes) et de la température.

De nombreux facteurs ont contribué à la dominance de l'insecte dans les habitats terrestres. L'exosquelette préadaptait les insectes à la vie sur terre. Non seulement l'exosquelette est un support, mais la mise en place d'une épicuticule de nature lipidique, en augmentant son imperméabilité, favorisait la conservation de l'eau. L'acquisition du vol a joué aussi un rôle important dans le succès des insectes.

La capacité de voler a permis aux insectes d'utiliser largement les ressources nutritives dispersées, d'envahir de nouveaux habitats et de s'éloigner d'environnements défavorables. Les facteurs tels que la production d'œufs résistant à la dessiccation, la métamorphose, un haut potentiel reproductif ainsi que la diversification des pièces buccales et des comportements alimentaires ont permis aux insectes de devenir la classe dominante des organismes vivant sur la terre.

Ce chapitre s'intéresse à deux autres sous-phyla des arthropodes, celui des Myriapodes et celui des Hexapodes (Tableau 15.1). Les myriapodes regroupent les millipèdes et les centipèdes, qui sont familiers, ainsi que deux autres ensembles qui le sont moins. Les Hexapodes comprennent les insectes et des groupes proches. Les myriapodes et les hexapodes ont traditionnellement été considérés comme étroitement apparentés en raison des similitudes de leurs structures excrétrices et respiratoires et la présence de pattes uniramées (N. d. T. hexapodes et myriapodes étaient des classes du sous-phylum des uniramia). Des recherches récentes amènent les zoologistes à revoir leur perception de la phylogénie des arthropodes. Les myriapodes semblent beaucoup plus proches des crustacés que des hexapodes. Si tel est



**FIGURE 15.1**

**Classe des Insectes.** Les insectes furent les premiers habitants des environnements terrestres. L'exosquelette et l'évolution du vol ont contribué à l'énorme succès de ce groupe d'arthropodes. Une libellule (ordre des Odonates) est montrée sur cette photo.



(a)



(b)

**FIGURE 15.2**

**Myriapodes.** (*a*) Un millipède (mille-pattes) (*Ophyiulus pilosus*). (*b*) Un centipède (*Scolopendra heros*).

effectivement le cas, ils auraient dû logiquement être traités dans le chapitre précédent. Afin d'éviter une remise en question brutale qui pourrait heurter des générations de zoologistes nous avons préféré nous en tenir à une approche traditionnelle, dans l'attente de précisions ultérieures. Les implications phylogénétiques des travaux actuels sont discutées à la fin du chapitre.

### Synthèse de la section 15.1

La mise en place d'une couche protectrice d'ozone dans la haute atmosphère, la prolifération des plantes terrestres et l'absence de compétition avec d'autres animaux ont contribué à l'installation des populations d'insectes sur terre. L'exosquelette et l'évolution de la capacité à voler les ont conduits à assurer une certaine dominance dans les environnements terrestres.

***Pouvez-vous imaginer un écosystème sur terre dans lequel les insectes ne sont pas devenus la forme dominante de la vie animale ?***

## 15.2 Sous-phylum des Myriapodes

### Compétences à acquérir

1. Décrire les caractéristiques des membres de la classe des Diplopodes.
2. Décrire les caractéristiques des membres de la classe des Chilopodes.

Le sous-phylum des myriapodes (Gr. *myriad*, dix mille + *podus*, pied) est divisé en quatre classes : Diplopodes (millipèdes), Chilopodes (centipèdes), Symphyles et Pauropodes (*voir Tableau 15.1*). Ils sont caractérisés par un corps composé de deux tagmes (tête et tronc) et des appendices uniramés. Tous les myriapodes actuels sont terrestres.

### Classe des Diplopodes

Les diplopodes (Gr. *diploos*, deux parties + *podus*, pied) sont représentés par les millipèdes (mille-pattes). Leurs ancêtres sont apparus sur terre au cours du Dévonien et faisaient partie des premiers animaux terrestres. Les millipèdes ont un tronc de 11 à 100 segments qui, embryologiquement, résultent de la fusion de segments primaires (N. d. T. notions de diplopodie et de diplosegment). La conséquence visible et évidente de cette fusion est la présence de deux paires d'appendices par segment apparent. La fusion retentit sur l'organisation interne avec deux paires de ganglions nerveux, deux paires d'ostia et deux paires de troncs trachéens par segment. La plupart des millipèdes ont une section transversale arrondie, d'autres sont aplatis (Figure 15.2*a*).

Les millipèdes sont largement distribués de par le monde et sont pratiquement toujours trouvés dans ou sous la litière, l'humus et les rodins de bois en décomposition. Leur épicuticule contient

## TABLEAU 15.1
### Classification des sous-phyla des Myriapodes et des Hexapodes*

**Phylum des Arthropodes**
Animaux métamérisés et tagmatisés, possédant un exosquelette articulé et un système nerveux ventral.

**Sous-phylum des Myriapodes** (Gr. *myriad*, dix mille + *podus*, pied)
Corps divisé en tête et tronc ; quatre paires d'appendices céphaliques ; appendices uniramés. Millipèdes et centipèdes.

**Classe des Diplopodes**
Deux paires de pattes par segment apparent ; corps généralement arrondi en section transversale. Millipèdes.

**Classe des Chilopodes**
Une paire de pattes par segment ; section transversale du corps ovale ; crochets venimeux. Centipèdes.

**Classe des Pauropodes**
Petits (0,5 à 2 mm), animaux à corps mou ; 11 segments ; 9 paires de pattes ; vit dans la moisissure des feuilles. Pauropodes.

**Classe des Symphyles**
Petits (2 à 10 mm) ; antennes longues ; ressemblance avec les centipèdes ; 10 à 12 paires de pattes ; vivent dans le sol et la moisissure de feuilles. Symphyles.

**Sous-phylum des Hexapodes** (Gr. *Hexa*, six + *podus*, pied)
Corps divisé en tête, thorax et abdomen ; cinq paires d'appendices céphaliques ; trois paires d'appendices thoraciques uniramés. Insectes et apparentés.

**Classe des Entognathes** (Gr. *Entos*, à l'intérieur + *ganthos*, mâchoire)
Pièces buccales cachées à l'intérieur de la tête ; mandibules avec articulation simple ; pattes avec tarse indivis.

**Ordre des Collemboles**
Antennes avec quatre à six articles ; yeux composés absents ; abdomen à six segments, la plupart avec un appendice sauteur sur le quatrième segment ; habitent le sol et la litière. Collemboles.

**Ordre des Protoures**
Petits, avec une tête cônique ; antennes, yeux composés et ocelles absents ; appendices abdominaux présents sur les trois premiers segments ; habitants du sol et de la litière de feuilles. Protoures.

**Ordre des Diploures**
Tête avec antennes pluriarticulées ; yeux composés et ocelles absents ; cerques pluriarticulés ou ressemblant à des pinces ; habitants du sol et de la litière. Diploures.

**Classe des Insectes** (L. *insectum*, découper)
Appendices buccaux exposés et se projetant hors de la tête ; mandibules généralement pourvues de deux points d'articulation ; tubules (ou tubes) de Malpighi bien développés.

**Sous-classe des Archaeognathes**

**Ordre des Archaeognathes**
Petits, aptères, corps cylindrique et écailleux ; mandibules avec articulation simple ; abdomen à 11 segments avec 3 à 8 paires de stylets et 3 filaments caudaux ; amétaboles. « Queues de soie » sauteuses.

**Sous-classe des Zygentomes**

**Ordre des Thysanoures**
Abdomen fuselé ; aplati ; écailles sur le corps ; cerques terminaux ; antennes longues ; amétaboles. Poisson d'argent.

**Sous-classe des Ptérygotes**
Ailes portées par les deuxième et troisième segments thoraciques ; ailes qui peuvent être modifiées ou perdues ; pas d'appendices abdominaux prégénitaux ; transfert direct du sperme.

**Infraclasse des Paléoptères**
Ailes qui ne peuvent pas être repliées au repos, occupant une position verticale ou horizontale ; ailes avec nombreuses nervures longitudinales et transversales ; antennes réduites ou vestigiales chez les adultes.

**Ordre des Ephéméroptères**
Abdomen allongé avec deux ou trois filaments caudaux ; deux paires d'ailes membraneuses avec de nombreuses nervures ; ailes antérieures triangulaires ; antennes courtes ressemblant à des soies ; hémimétaboles. Mouches de mai.

**Ordre des Odonates**
Allongés, ailes membraneuses avec nervures en réseau ; abdomen long et mince ; yeux composés qui occupent la majeure partie de la tête ; hémimétaboles. Libellules et demoiselles.

*(suite)*

## TABLEAU 15.1 *suite*

**Infraclasse des Néoptères**
Ailes repliées au repos ; nervation réduite.

**Ordre des Plécoptères**
Adultes avec pièces buccales réduites ; antennes allongées ; cerques allongés; nymphes aquatiques avec branchies ; hémimétaboles. Perles.

**Ordre des Mantidés**
Prothorax long ; pattes prothoraciques allongées et armées d'épines fortes pour saisir les proies ; prédateurs ; hémimétaboles. Mantes.

**Ordre des Blattidés**
Corps ovale ou aplati ; tête en partie cachée par une extension en forme de bouclier du prothorax ; hémimétaboles. Blattes.

**Ordre des Isoptères**
Ouvriers blancs et aptères ; ailes antérieures et postérieures des reproducteurs de même taille ; reproducteurs et quelques soldats sclérotinisés ; abdomen largement joint au thorax ; comportement social ; hémimétabole. Termites.

**Ordre des Dermaptères**
Corps allongé ; pièces buccales de type broyeur ; antennes filiformes ; abdomen avec des cerques non articulés ressemblant à des forceps. Perce-oreilles.

**Ordre des Orthoptères**
Ailes antérieures longues, étroites et coriaces ; ailes postérieures larges et membraneuses ; pièces buccales broyeuses ; hémimétaboles. Sauterelles, criquets, katydides.

**Ordre des Phasmides**
Corps allongé semblable à un bâton ; ailes réduites ou absentes ; certaines formes tropicales sont aplaties et ressemblent à des feuilles ; hémimétaboles. Insectes-bâtons, phyllies.

**Ordre des Phthiraptères**
Petits, ectoparasites aptères d'oiseaux et de mammifères ; corps aplati dorso-ventralement ; hémimétaboles. Poux suceurs et poux mâcheurs.

**Ordre des Hémiptères**
Pièces buccales de type piqueur-suceur ; mandibules et première paire de mâchoires en forme de stylets positionnées dans le sillon du labium ; ailes membraneuses ; hémimétaboles. Punaises, cigales, cicadelles et aphidiens.

**Ordre des thysanoptères**
Corps de petite taille ; pièces buccales de type suceur ; ailes étroites frangées de longues soies ; parasites des plantes ; hémimétabole. Thrips.

**Ordre des Neuroptères**
Ailes membraneuses, ailes postérieures au repos formant un toit sur le corps ; holométaboles. Chrysopes, fourmilions corydales.

**Ordre des Coléoptères**
Ailes antérieures sclérotinisées formant des étuis protecteurs (élytres) sur l'abdomen ; ailes postérieures membraneuses ; pièces buccales de type broyeur ; l'ordre le plus vaste des insectes ; holométaboles. Scarabés.

**Ordre des Trichoptères**
Ressemblent à des mites avec des antennes couvertes de soies ; pièces buccales de type broyeur ; ailes pubescentes qui, au repos, sont repliées en toit au-dessus de l'abdomen ; larves aquatiques souvent enfoncées dans des fourreaux qu'elles construisent ; holométaboles. Phryganes.

**Ordre des Lépidoptères**
Ailes larges et recouvertes d'écailles ; pièces buccales formant une trompe suceuse ; holométabole. Mites, papillons.

**Ordre des diptères**
Ailes mésothoraciques bien développées ; ailes métathoraciques réduites à des haltères en forme de boutons ; pièces buccales modifiées de façon variée mais jamais en pièces buccales de type broyeur ; holométaboles. Mouches (et moustiques, N. d. T.).

**Ordre des Siphonaptères**
Aplatis latéralement, pièces buccales de type suceur ; pattes sauteuses ; parasites des oiseaux et des mammifères ; holométaboles. Puces.

**Ordre des Hyménoptères**
Ailes membraneuses avec peu de nervures ; ovipositeur bien développé, parfois modifié en dard ; pièces buccales modifiées pour mordre ou pour lécher ; espèces sociales et solitaires ; holométaboles. Fourmis, abeilles, guêpes.

* Seuls certains ordres, sélectionnés parmi tous ceux de cette liste, sont décrits.

peu de lipides et le choix de l'habitat est donc important pour éviter la dessiccation. Leurs nombreuses pattes, poussant simultanément sur le substrat, les propulsent au travers de l'habitat. Ils se nourrissent de matière végétale en décomposition qu'ils mastiquent ou râpent au moyen de leurs mandibules. Quelques millipèdes ont des pièces buccales modifiées pour sucer le jus des plantes.

Les millipèdes se mettent en boule pour se protéger de la dessiccation ou quand ils sont dérangés. Beaucoup d'entre eux possèdent des glandes répugnatoires qui expulsent du cyanure d'hydrogène qui repousse d'autres animaux. Ce composé, caustique et susceptible de dégrader les tissus, n'est pas synthétisé et stocké sous cette forme. Des précurseurs sont formés puis combinés par une enzyme à la sortie des compartiments glandulaires séparés. Les répulsifs augmentent les chances de survie des millipèdes car le prédateur qui a été repoussé évite d'attaquer à nouveau sa cible, mais ne tente pas de s'attaquer à une autre.

Les mâles transfèrent les spermatozoïdes aux femelles par des gonopodes, appendices du tronc modifiés. Les spermatozoïdes peuvent être ou non agglutinés dans des spermatophores. Les œufs sont déposés et éclosent après plusieurs semaines. Le développement est direct. Les juvéniles acquièrent des segments et des pattes supplémentaires à chaque mue jusqu'à ce que le stade adulte soit atteint.

## Classe des Chilopodes

Les chilopodes (Gr. *cheilos*, lèvre + *podus*, pied) sont les centipèdes. La plupart sont nocturnes et courent sur les rondins de bois, les rochers et les débris des sols forestiers. Ils ne peuvent vivre que dans les endroits humides, car l'épicuticule est absente ou, comme chez les millipèdes, pauvre en lipides. Leur corps est aplati et chacun des 15 ou plus de 15 segments du tronc porte une seule paire d'appendices. La dernière paire est généralement modifiée en longs appendices sensoriels.

Ce sont des prédateurs qui se déplacent rapidement (Figure 15.2*b*). Leurs proies habituelles sont de petits arthropodes, des vers de terre et des escargots ; certains toutefois attaquent les grenouilles et les rongeurs. Les crochets à venin (première paire d'appendices du tronc ou maxillipèdes ou, N. d. T. forcipules) tuent ou immobilisent la proie. Les maxillipèdes et les autres appendices buccaux maintiennent la proie tandis que les mandibules mastiquent et ingèrent la nourriture. Le venin de la plupart des centipèdes est inoffensif pour l'homme, mais certains d'entre eux ont des morsures comparables aux piqûres de guêpes ; quelques rares cas de mortalité ont été provoqués par de grandes espèces tropicales.

La reproduction des centipèdes peut comporter une parade au cours de laquelle le mâle tisse un réseau de soie à partir des sécrétions de glandes situées à l'extrémité postérieure du corps. Il dépose un spermatophore que la femelle ramasse et introduit dans son orifice génital. Les œufs sont pondus. La femelle couve et garde les œufs en les enveloppant ou peut les laisser sur le sol. Les juvéniles, à l'éclosion, sont similaires aux adultes, mais ils ont un nombre réduit de segments et de pattes. Ils sont ajoutés à chaque mue.

## Classe des Pauropodes et des Symphyles

Les membres de la classe des pauropodes (Gr. *pauros*, petit + *podus*, pied) ont un corps mou à 11 segments (Figure 15.3*a*). Ils vivent dans la litière des sols forestiers où ils se nourrissent de champignons, d'humus et de matière organique en décomposition. Leur petite taille et leur minceur ainsi qu'un exosquelette maintenu humide permettent les échanges gazeux à travers la surface du corps et la diffusion des nutriments dans la cavité corporelle.

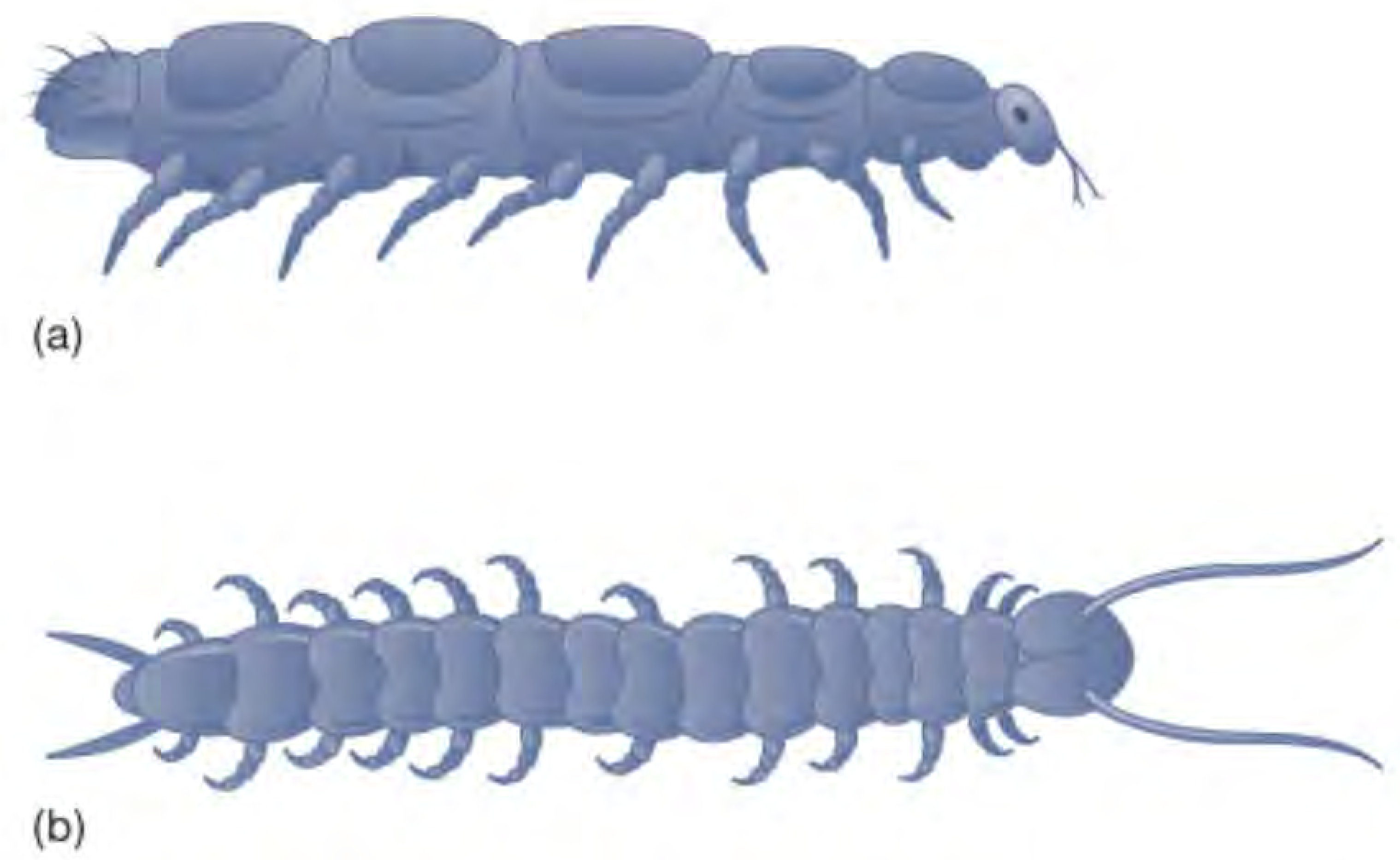



**FIGURE 15.3**

**Sous-phylum des Myriapodes.** (*a*) Un membre de la classe des Pauropodes (*Pauropus*). (*b*) Un membre de la classe des Symphyles (*Scutigerella*).

Les membres de la classe des Symphyles (Gr. *sym*, même + *phyllos*, feuille) sont de petits arthropodes (2 à 10 mm de longueur) qui occupent le sol et les feuilles moisies, ressemblent superficiellement aux centipèdes et sont souvent appelés centipèdes de jardin (Figure 15.3*b*). Ils sont aveugles et ont un tronc à 12 segments porteurs d'une paire de pattes chacun. Le segment postérieur peut avoir une paire de filières ou de longues soies sensorielles. Les symphyles se nourrissent normalement de végétation en décomposition ; toutefois, quelques espèces sont nuisibles pour les végétaux et les fleurs.

### Synthèse de la section 15.2

Le sous-phylum des Myriapodes est divisé en quatre classes. Les millipèdes (classe des Diplopodes) possèdent deux paires d'appendices par segment apparent et ont une section transversale arrondie. Ils habitent la litière de feuilles et se nourrissent de matière végétale en décomposition. Les centipèdes (classe des Chilopodes) ont une paire d'appendices par segment et la section transversale du corps est ovoïde. Ce sont des prédateurs nocturnes. Les Pauropodes et les Symphyles sont des myriapodes moins connus.

***Pourquoi est-il important de préciser « pattes par segment apparent » quand on décrit les millipèdes ?***

# 15.3 Sous-phylum des Hexapodes

### Compétences à acquérir

1. Expliquer comment vous pouvez distinguer un insecte de n'importe quel autre arthropode.
2. Comparer la fonction des régions du corps des insectes à celle des régions du corps des crustacés.
3. Faire une hypothèse sur la prévalence de l'organisation sociale des Hyménoptères et des Isoptères.

Le sous-phylum des Hexapodes (Gr. *hexa*, six + *podus*, pied) comprend les animaux dont le corps est divisé en trois tagmes, ont cinq paires d'appendices céphaliques et trois paires de pattes




# ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

## Le papillon Mélissa bleu (*Lycaeides melissa samuelis*)

### Statistiques vitales

**Classification :** Phylum des Arthropodes, classe des Hexapodes, ordre des Lépidoptères

**Localisation :** De la Nouvelle Angleterre à la Région des Grands Lacs (historique), Ouest de la Région Grands Lacs (courante)

**Habitat :** Plaines de sable, savanes de chênes ou pinèdes en association avec lupin sauvage

**Nombre restant :** Moins de 1 % de sa population en 1900

**Statut :** En danger

### Histoire naturelle et statut ecologique

Le mâle du papillon bleu Mélissa est argenté ou bleu foncé avec une étroite marge noire sur la face supérieure de l'aile (Figure 15.1). La femelle a des ailes brun grisâtre avec une bordure sombre et des bandes orange.

Le papillon bleu Mélissa vit dans les plaines de sable, les savanes de chênes ou les pinèdes. Ces habitats sont inégalement répartis dans le nord-est et l'ouest moyen des États-Unis (Figure 15.1). Ce sont des prairies avec des arbres dispersés et qui sont maintenues dans leur état naturel par les perturbations périodiques causées par le feu. Sans ces perturbations, les arbrisseaux et les arbres recouvriraient rapidement ces habitats. Ces îlots herbeux sont les lieux de vie d'une plante appelée le lupin sauvage (*Lupinus perennis*) qui représente l'unique source de nourriture des chenilles de ce papillon.

Au printemps, les œufs pondus par le papillon, qui ont passé l'hiver, éclosent et les larves vont sur les lupins dont elles se nourrissent.



**FIGURE 15.1** Mâle du papillon Mélissa bleu (*Lycaeides melissa samuelis*).

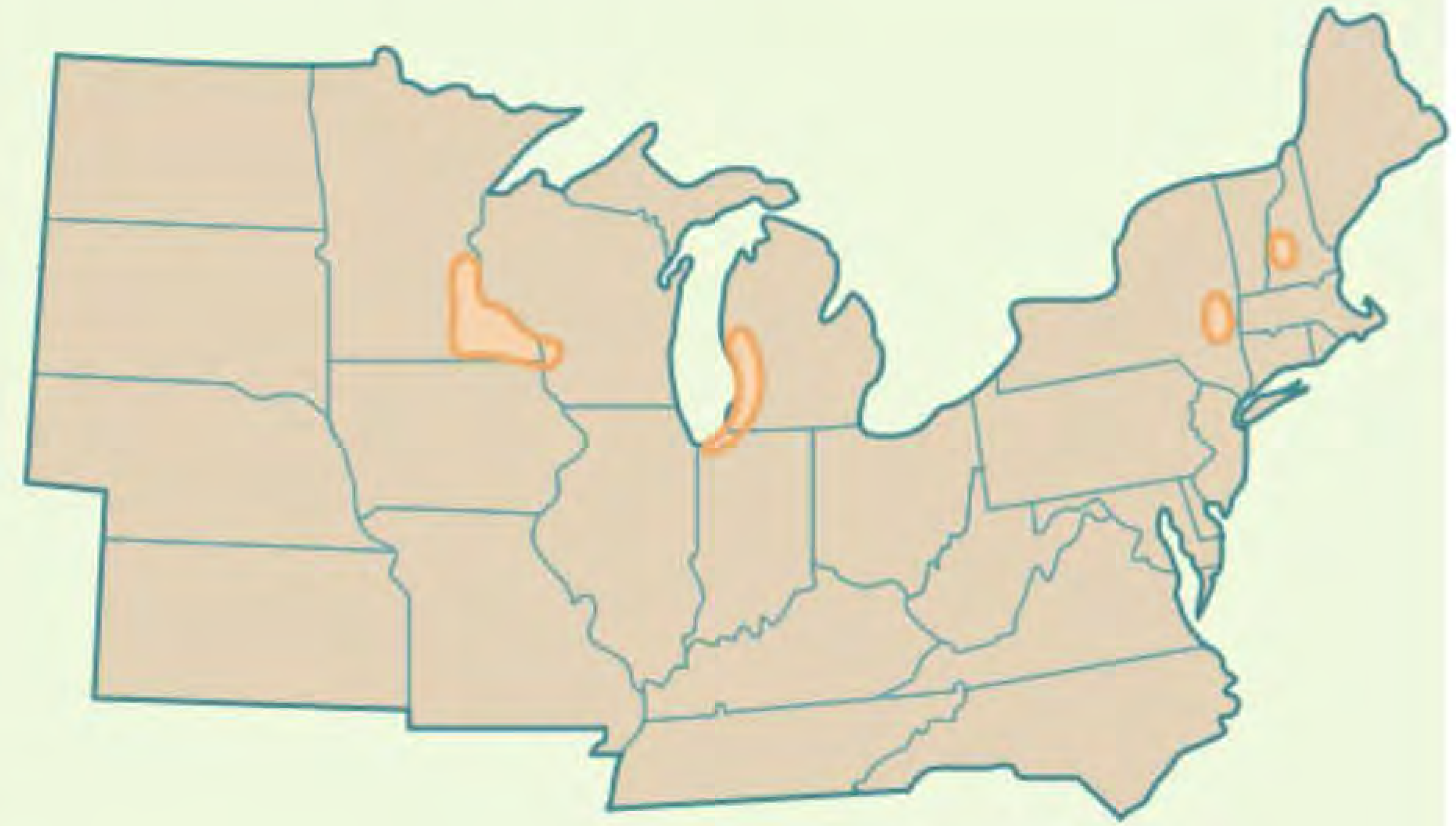


**FIGURE 15.2** Distribution approximative du papillon Mélissa bleu (*Lycaeides melissa samuelis*).

À la fin du mois de mai, les larves ont grossi et entrent en pupaison. Les adultes sont formés, émergent, s'accouplent et les femelles déposent les œufs sur le lupin ou à proximité. Les œufs éclosent rapidement et les larves se nourrissent, croissent et entrent en pupaison. À la fin du mois de juillet, la seconde génération d'adultes émerge et ils se reproduisent. Les femelles déposent les œufs sur la litière près des lupins. Les œufs entrent en dormance jusqu'au mois d'avril suivant. Après le mois d'août, il n'y a plus ni adultes ni larves.

Le statut d'espèce menacée, en danger, est la conséquence de la perte de l'habitat. Les hommes, pour développer les prairies, ont rapidement mis les feux sous contrôle. À la suite de ce contrôle l'habitat du lupin a été envahi par les arbrisseaux et les arbres, ce qui l'a rendu progressivement inapproprié à la fois pour le lupin et pour le papillon Mélissa. La perte de l'habitat est catastrophique pour une espèce, surtout si la distribution de cet habitat est inégale. Une telle distribution ne ménage pas des corridors pour le mouvement et la dispersion vers de nouvelles aires. Quand un morceau d'habitat est perdu, l'espèce qui y est présente n'a pas d'endroit où aller. Même si les parcelles de l'habitat ne sont pas entièrement perdues, mais sont simplement démembrées par le développement humain, la dispersion à l'intérieur de l'habitat peut devenir pratiquement impossible. La construction de routes, d'immeubles, de sentiers pour véhicules tout-terrain dresse de formidables obstacles pour une espèce aussi fragile et spécialisée que le papillon bleu Mélissa.

Cet exemple illustre avec éclat la dépendance d'un organisme à la préservation de son habitat. La lutte du papillon Mélissa bleu rappelle subtilement que la façon dont nous traitons la terre peut faire du tort. La protection des pinèdes et des savanes de chênes augmentera les chances de survie pour le lupin sauvage, le papillon Mélissa bleu et d'autres espèces spécialisées pour vivre dans ces habitats fragiles.

thoraciques. Le sous-phylum est divisé en deux classes. Les Entognathes (Gr. *entos*, à l'intérieur + *gnathos*, mâchoire) incluent les collemboles, les protoures et les diploures (*voir Tableau 15.1*). Les membres de cette classe ont des pièces buccales cachées à l'intérieur de la capsule céphalique, d'où son nom. Elle ne constitue probablement pas un groupe monophylétique, car les pièces buccales entognathes des diploures ne sont apparemment pas homologues de celles des deux autres ordres. Les Insectes (L. *insectum*, découper) se répartissent en 30 ordres. Le Tableau 15.1 en propose une liste partielle. Ils sont caractérisés par des pièces buccales qui se projettent hors de la capsule céphalique (N. d. T. Elles sont donc visibles extérieurement, ce sont des ectognathes). L'ordre des Mantophasmatodes est le seul nouvel ordre d'insecte à avoir été décrit depuis 1914.

## Classe des Insectes

En nombre d'espèces et d'individus c'est la classe qui a connu la plus grande réussite parmi les animaux terrestres. En dépit d'une grande diversité, un certain nombre de traits communs permet de reconnaître facilement les insectes. Beaucoup d'insectes ont des ailes et une paire d'antennes et, pratiquement tous les adultes, ont trois paires de pattes.

### *Structure externe et locomotion*

Le corps d'un insecte est divisé en trois tagmes : tête, thorax et **abdomen** (Figure 15.4). La tête porte une seule paire d'antennes, des pièces buccales, des yeux composés, et, lorsqu'ils sont présents, des ocelles au nombre de deux ou trois. Le thorax comprend trois segments, **prothorax**, **mésothorax** et **métathorax**, de l'avant vers l'arrière. Une paire de pattes est attachée sur le bord ventral de chaque segment et, lorsqu'elles sont présentes, les paires d'ailes sont fixées sur le bord dorso-latéral du mésothorax et du métathorax. Les ailes sont soutenues par des nervures, épaisses et creuses. Au niveau du thorax s'ouvrent deux paires de spiracles, orifices du système trachéal. La plupart des insectes ont 10 ou 11 segments abdominaux. Dans chacun d'eux, l'exosquelette forme un repli latéral ce qui permet à l'abdomen d'augmenter de volume, notamment quand il est plein d'œufs matures. Chacun d'eux est également percé d'une paire de spiracles. L'abdomen porte les structures génitales impliquées dans la copulation et la déposition des œufs ainsi que des structures sensorielles appelées cerques. Des branchies sont présentes sur les segments abdominaux de larves aquatiques de certains insectes.

***Le vol de l'insecte*** Les insectes ont différents modes de locomotion. D'un point de vue évolutif, toutefois, le vol reste le mode de locomotion le plus important pour les insectes. Les insectes furent les premiers animaux aptes à voler. Une des hypothèses les plus populaires émises sur l'origine du vol considère que les ailes ont évolué à partir d'excroissances latérales et rigides du thorax comparables à des branchies. Plus tard, ces lobes auraient pu être utilisés pour sauter des sommets des plantes hautes sur le sol des forêts. L'aptitude de l'aile de battre, de s'incliner, et de se rabattre vers l'arrière, serait probablement intervenue plus tard encore.

Un autre facteur qui a favorisé le vol fut l'acquisition de capacités limitées de thermorégulation, c'est-à-dire la possibilité de maintenir la température du corps à un niveau différent de celui du milieu environnant. Des températures du corps relativement élevées, de 25 °C ou plus, sont nécessaires pour que les muscles du vol puissent se contracter avec la rapidité nécessaire.

Certains insectes pratiquent un mécanisme de vol qualifié de **direct** ou **synchrone** dans lequel le coup d'aile vers le bas est dû à la contraction des muscles attachés à leurs bases et le coup d'aile vers le haut par la contraction des muscles dorso-ventraux fixés à l'exosquelette (Figure 15.5*a*). Le synchronisme dépend des impulsions nerveuses envoyées aux muscles avant chaque battement. Les papillons, libellules, sauterelles sont des exemples d'insectes qui pratiquent ce type de vol.

D'autres insectes utilisent un mécanisme de vol **indirect** ou **asynchrone**. Les muscles mis en jeu agissent en modifiant la forme de l'exosquelette pour les deux déplacements d'ailes, vers le bas et vers le haut. La contraction des muscles dorso-ventraux abaisse la face dorsale ou tergum entraînant le relèvement des ailes. La contraction des muscles longitudinaux provoque le bombement de l'exosquelette et le mouvement inverse des ailes (Figure 15.5*b*). L'élasticité de l'exosquelette amplifie la puissance et la rapidité de ces mouvements. Durant un battement d'ailes, le thorax est déformé et l'énergie est emmagasinée dans l'exosquelette. À un point critique situé au milieu de la phase d'abaissement, l'énergie stockée atteint son maximum et la résistance au mouvement de l'aile décroît soudainement. L'aile « clique » ensuite pendant le reste du cycle

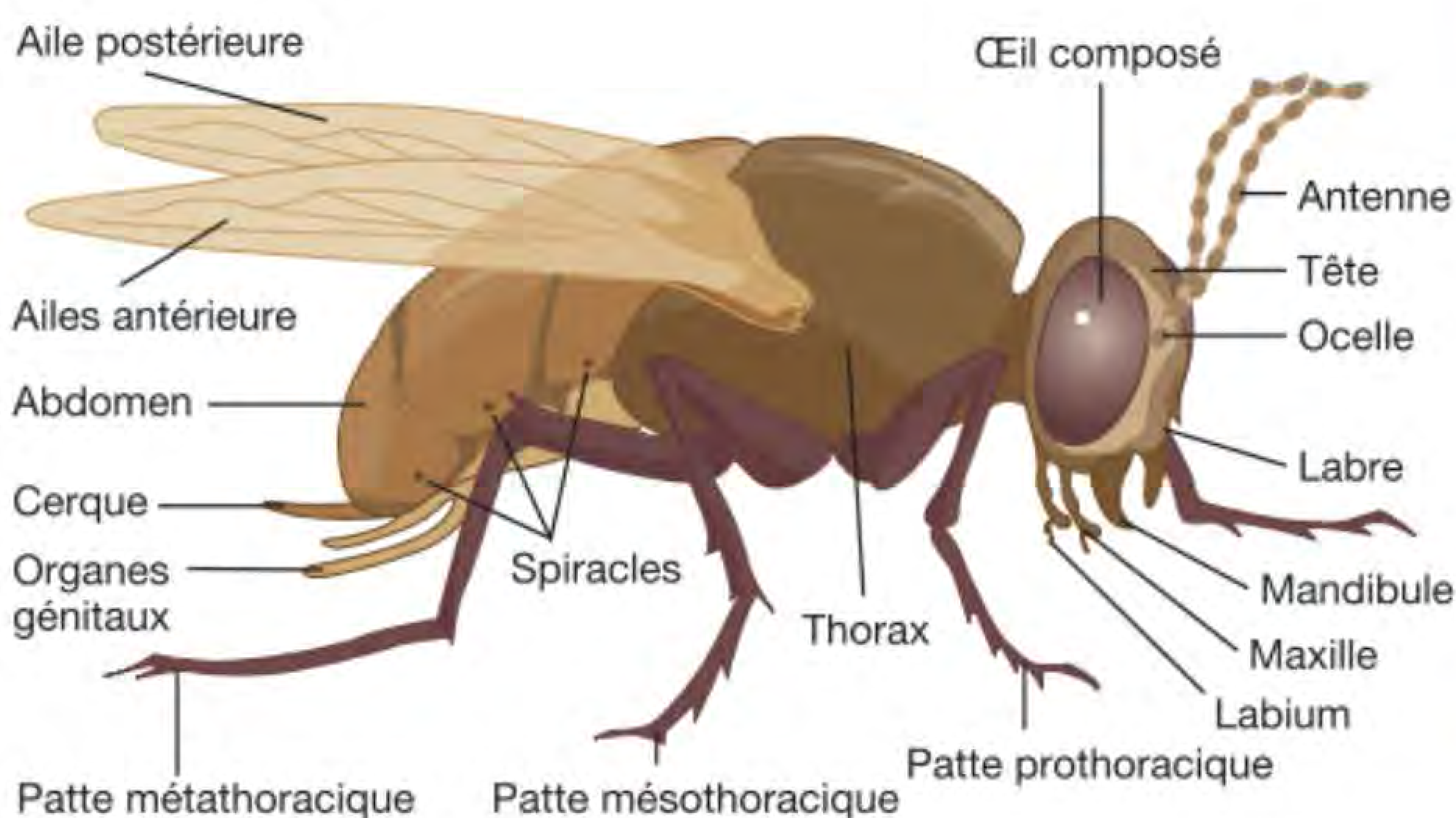



**FIGURE 15.4**

**Structure externe d'un insecte en général.** Les insectes sont caractérisés par un corps divisé en tête, thorax et abdomen ; trois paires de pattes et deux paires d'ailes.

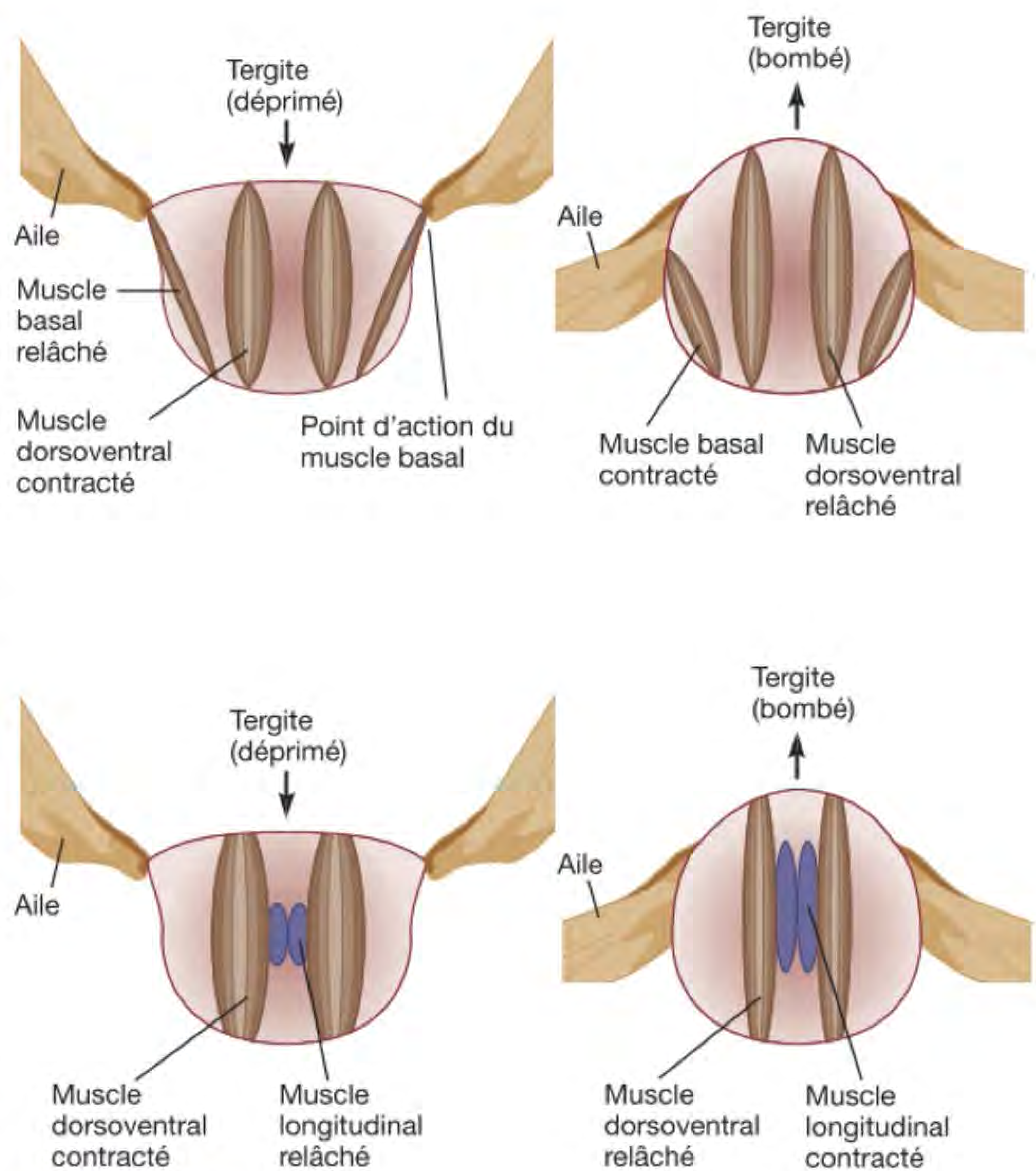



**FIGURE 15.5**

**Vol de l'insecte.** (*a*) Arrangements des muscles pour le mécanisme de vol direct ou synchrone. Noter que les muscles responsables du coup d'aile vers le bas sont attachés à la base des ailes. (*b*) Arrangements des muscles pour le mécanisme de vol indirect ou asynchrone. Les muscles qui changent la forme du thorax entraînent un mouvement des ailes vers le haut et vers le bas.

en utilisant l'énergie stockée dans l'exosquelette. L'asynchronisme a pour origine la perte de la correspondance un pour un entre les impulsions nerveuses et les battements d'ailes. Une simple impulsion nerveuse peut entraîner approximativement 50 cycles de l'aile et des fréquences de 1 000 cycles par seconde (cps) sont des records propres à certains moucherons ! L'asynchronisme dépend des muscles du vol qui sont étirés durant le « clic » du thorax. L'étirement des muscles longitudinaux durant le coup d'aile vers le haut initie leur contraction. De façon similaire, l'étirement durant le coup d'aile vers le bas initie la contraction des muscles dorso-ventraux. Les muscles indirects du vol sont souvent appelés **muscles fibrillaires du vol**. Les mouches et les guêpes sont des exemples d'insectes qui pratiquent le vol asynchrone.

Le simple battement des ailes n'est pas suffisant pour voler. L'inclinaison de l'aile doit être contrôlée pour assurer la portance et la propulsion horizontale. Chez beaucoup d'insectes, les muscles qui contrôlent l'inclinaison ont pour points d'attache des sclérites présents à la base de l'aile.

***Autres modes de locomotion*** Les insectes marchent, courent, sautent ou nagent. Ils se déplacent sur le sol ou dans d'autres substrats. Quand ils marchent, ils ont trois ou plus de pattes au contact du sol à tout moment étant ainsi toujours en position stable. Une blatte en fuite (ordre des Blattaria) atteint une vitesse d'environ 5 km/heure et peut être encore plus rapide lorsqu'elle essaie d'en attraper une autre. Cette vitesse s'explique par leur petite taille et leur aptitude à changer très rapidement de direction. Les insectes sauteurs, comme les sauterelles (ordre des Orthoptères), ont généralement de longues pattes métathoraciques dans lesquelles la musculature est développée, générant ainsi des forces propulsives importantes. L'énergie nécessaire au saut d'une puce (ordre des Siphonaptères) est stockée dans les propriétés élastiques de son exosquelette. Les muscles qui fléchissent les pattes déforment l'exosquelette. Un mécanisme approprié maintient les pattes dans cette position « armée » jusqu'à ce que des muscles spéciaux relâchent les contraintes et permettent à l'énergie stockée d'étendre rapidement les pattes. Cette action lance la puce sur des distances supérieures à 100 fois la longueur de son corps. Une distance comparable, pour un homme, correspondrait à la distance de deux terrains de football !

## *Nutrition et système digestif*

La diversité des comportements alimentaires est aussi grande que celle des insectes eux-mêmes. Il y a d'importantes variations dans les pièces buccales des insectes, mais toutes sont organisées autour du schéma de base proposé par la Figure 15-6. Ce sont les pièces buccales de type broyeur de la sauterelle. Elles sont protégées par une lèvre supérieure appelée labrum. C'est une structure sensorielle qui, contrairement aux autres éléments, ne dérive pas d'appendices pairs segmentés. Les mandibules sont des pièces masticatrices sclérotinisées. Elles portent habituellement des dents utilisées pour couper et ont un mouvement de va-et-vient. Les maxilles ont des surfaces coupantes et portent des palpes qui sont des structures sensorielles et de maintien de la nourriture. Le **labium** est la lèvre inférieure sensorielle et les palpes labiaux servent également au maintien de la prise alimentaire. Le labium résulte de la fusion d'une paire d'appendices céphaliques (N. d. T. très exactement de la deuxième paire de maxilles). L'hypopharynx est une structure sensorielle en forme de langue. L'efficacité de ce type de pièces buccales est évidente lorsqu'on observe une chenille se nourrir d'une feuille ou des termites manger du bois.

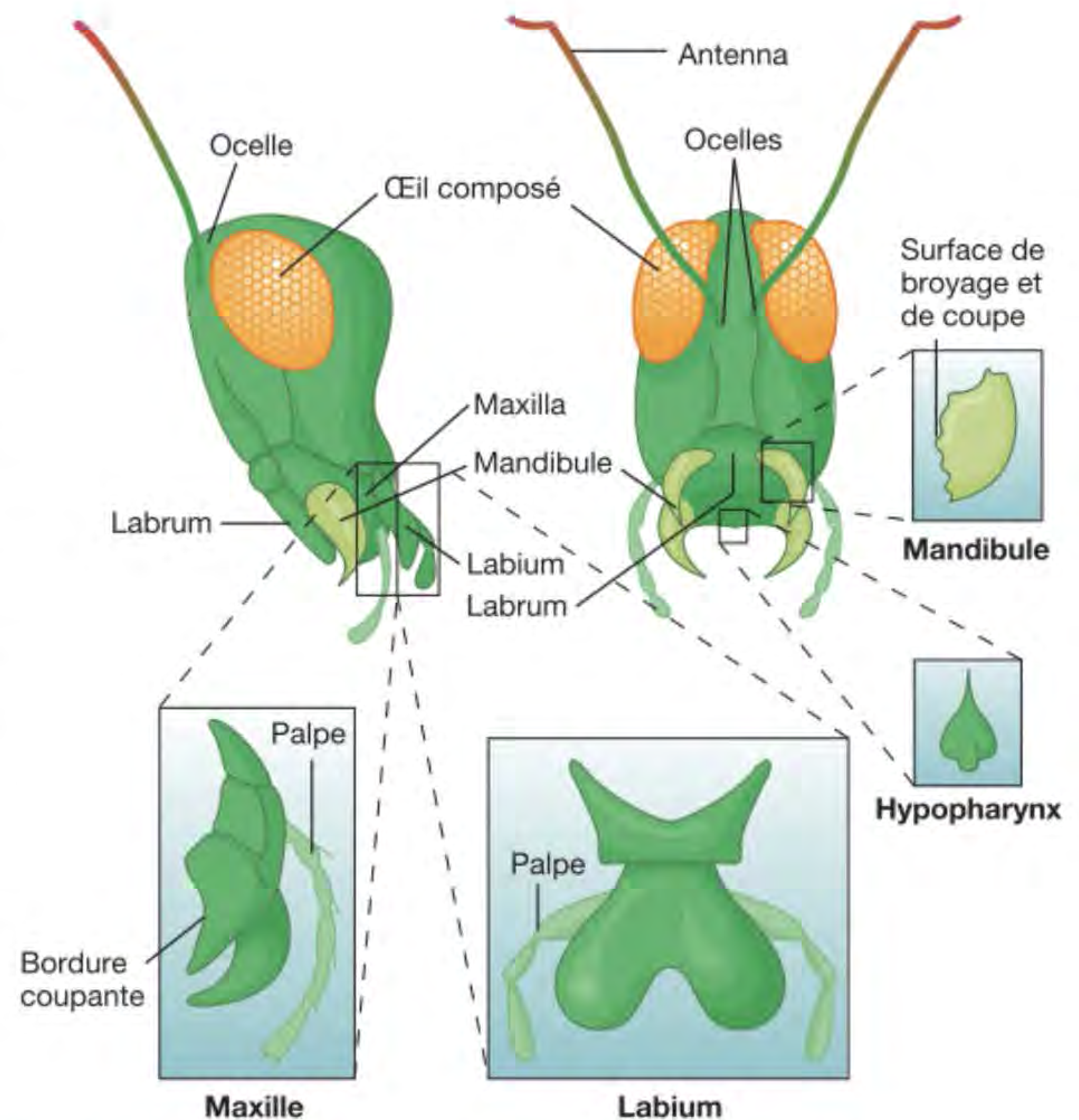



**FIGURE 15.6**

**Tête et pièces buccales d'une sauterelle.** Toutes les pièces buccales à l'exception du labrum sont dérivées d'appendices segmentaires. Le labrum est une lèvre sensorielle supérieure. Les mandibules sont lourdement sclérotinisées et sont utilisées pour triturer et mâcher. Les maxilles ont des bords tranchants et portent un palpe sensoriel. Le labium forme également une lèvre inférieure sensorielle. L'hypopharynx est une structure sensorielle en forme de langue.

La structure des pièces buccales est modifiée chez les insectes qui se nourrissent de liquide, mais le plan général d'organisation reste le même. Les variations sont multiples. Chez les moustiques, six stylets dérivent du labrum, de l'hypopharynx, des mandibules et des maxilles. Ils performent la peau et aspirent le sang (N. d. T. appareil buccal de type piqueur-suceur). Chez les papillons, les maxilles forment un tube long et enroulé, une trompe qui est utilisée pour sucer le nectar des fleurs (N. d. T. appareil buccal de type suceur-lécheur) (Figure 15.7).

La mouche a des pièces buccales spongieuses. L'extrémité du labium s'élargit en un labellum. La salive est sécrétée par la bouche et de minuscules canaux qui parcourent le labellum conduisent la nourriture liquéfiée jusqu'à la bouche par capillarité (N. d. T. appareil buccal de type suceur).

Le tube digestif, comme chez tous les arthropodes, est long, rectiligne et se subdivise en trois régions, antérieure, moyenne et postérieure (Figure 15.8). La région antérieure est souvent transformée en un pharynx musculaire. Chez les insectes suceurs, le pharynx (ou chez certains, la cavité orale) est utilisé pour aspirer le liquide et le faire passer dans le reste du tube digestif. Le jabot, qui fait suite au pharynx, est une structure de stockage. Un proventricule ou gésier contrôle le passage des aliments vers le tube digestif moyen et peut également être impliqué dans le broyage. Le tube digestif moyen (ventricule ou estomac) est la zone de digestion et d'absorption. Des caeca gastriques en augmentent la surface active. Le tube digestif postérieur (intestin + rectum) intervient principalement dans la réabsorption de l'eau.




**FIGURE 15.7**

**Spécialisation des pièces buccales d'insecte.** Les pièces buccales d'insectes sont souvent hautement spécialisées en relation avec des habitudes nutritives spécifiques. Par exemple, les pièces buccales de type suceur d'un papillon ont des maxilles modifiées qui s'enroulent au repos. Les mandibules et le labrum sont de taille réduite. Une partie du tube digestif antérieur est transformée en pompe musculaire qui aspire les liquides à travers les pièces buccales.

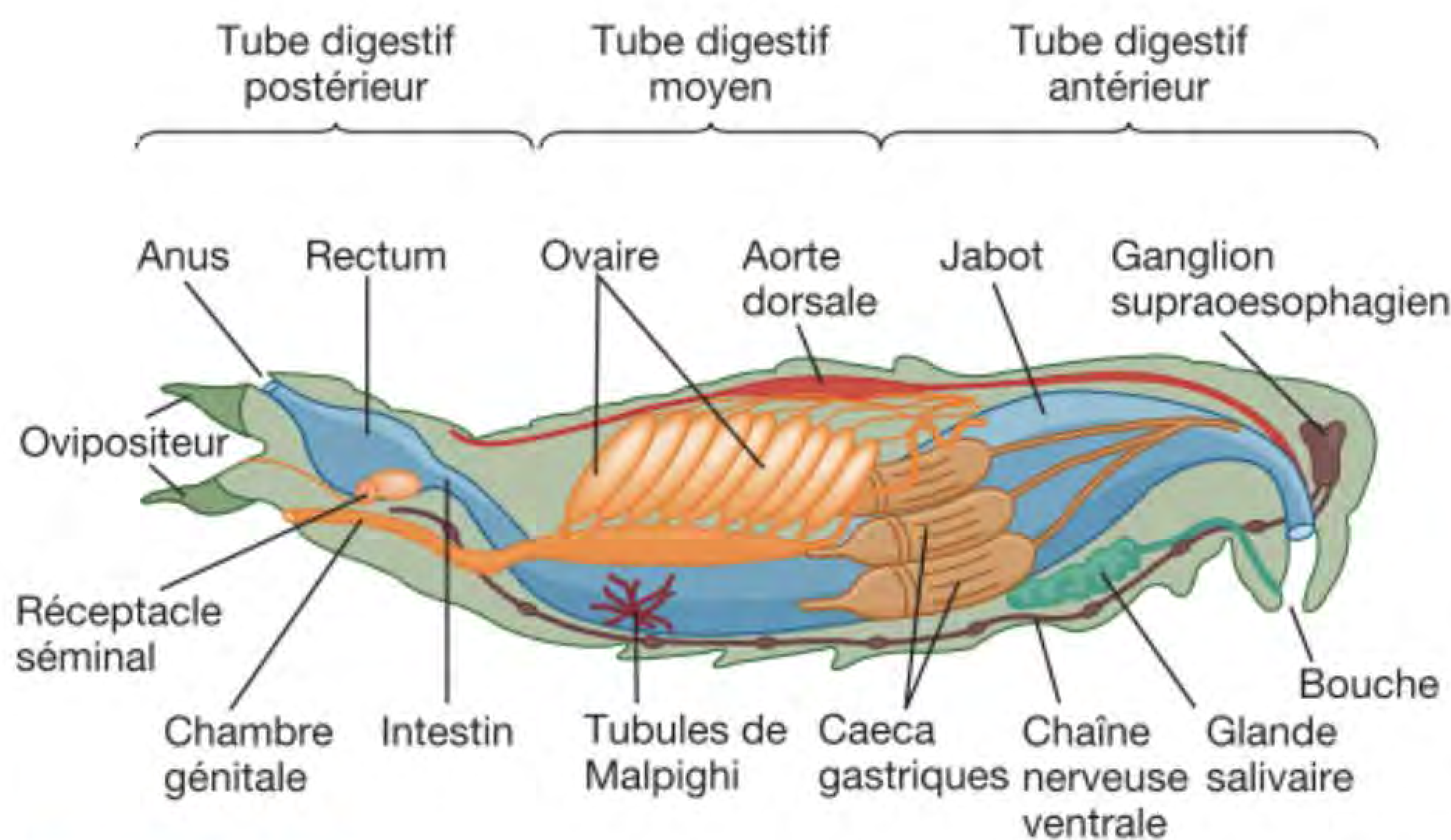



**FIGURE 15.8**

**Structure interne générale d'un insecte.** Les glandes salivaires produisent des enzymes, elles peuvent être modifiées et intervenir dans la sécrétion de soie, d'anticoagulants ou de phéromones. Le jabot est une poche élargie de l'intestin antérieur dans laquelle la nourriture est stockée. Les caeca gastriques sécrètent des enzymes digestives. L'intestin et le rectum sont des régions du tube digestif postérieur impliquées dans l'absorption de l'eau et des produits de la digestion.

## *Les échanges gazeux*

Ces échanges réclament une grande surface de diffusion pour les gaz. Dans les environnements terrestres, ces surfaces sont aussi des aires où l'eau peut être perdue. Les pertes sont toutefois réduites, car les surfaces respiratoires sont internalisées et se présentent sous la forme d'un système de trachées, c'est-à-dire de tubes ramifiés, recouverts de chitine comme cela a été décrit chez certains arachnides.

Les trachées s'ouvrent au niveau de spiracles qui, habituellement, sont munis de systèmes de fermeture de manière à prévenir toute perte excessive d'eau. Les spiracles conduisent à des troncs trachéens qui se ramifient en branches de petit diamètre, les trachéoles. Les ténidies sont des épaississements cuticulaires disposés en anneaux ou en spirale qui maintiennent béante la lumière des troncs trachéens et les rendent indéformables en dépit des mouvements du corps. Les trachéoles se terminent dans les cellules (dont elles refoulent la membrane plasmique N. d. T.) et sont abondantes dans les tissus métaboliquement actifs comme les muscles du vol. Aucune cellule n'est à plus de 2 ou 3 microns d'une trachéole (Figure 15.9).

La plupart des insectes ont des mécanismes de ventilation qui déplacent l'air dans et hors du système trachéen. Par exemple, la contraction des muscles du vol compriment et relâchent alternativement les gros troncs trachéens et participent à la ventilation du système. Chez certains insectes, le dioxyde de carbone, produit par les cellules métaboliquement actives, est mis en réserve dans l'hémolymphe sous forme d'ions bicarbonate ($HCO_3^-$). La diffusion de l'oxygène dans les tissus, qui n'est pas remplacé par le dioxyde de carbone, crée du vide et un appel d'air au niveau des spiracles. C'est une inspiration passive. Périodiquement, les ions bicarbonates séquestrés retournent à l'état de dioxyde de carbone lequel s'échappe au travers du système trachéal. D'autres insectes contractent les muscles abdominaux qui fonctionnent comme une pompe entraînant le mouvement de l'air dans le système.

Chez beaucoup d'insectes, les spiracles ne sont pas fonctionnels et les gaz diffusent à travers la paroi du corps. Chez d'autres (quelques coléoptères aquatiques et des hémiptères), une bulle

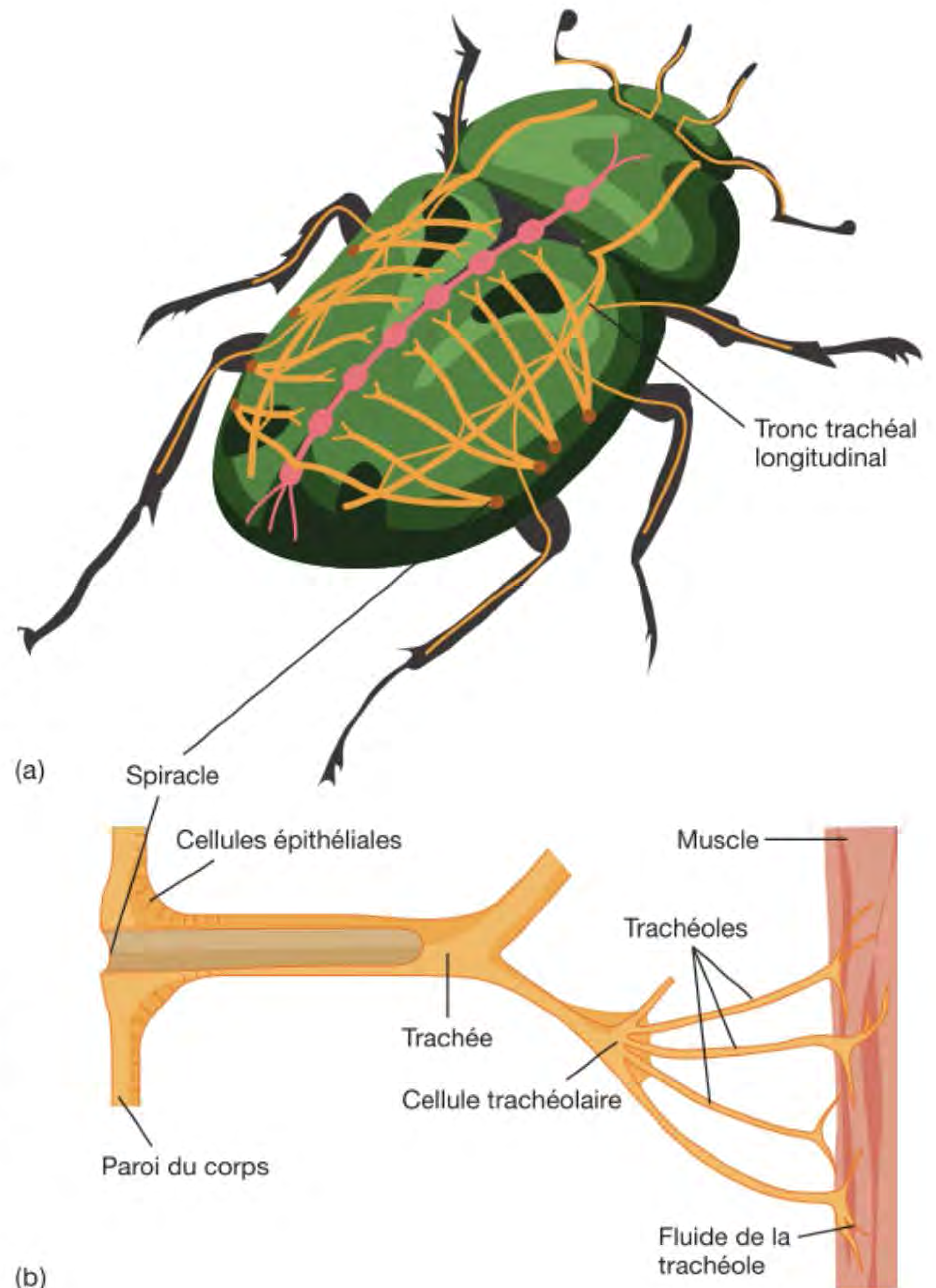



**FIGURE 15.9**

**Système trachéal d'un insecte.** (*a*) Principaux troncs trachéens. (*b*) Les trachéoles terminent dans les cellules, et les portions ultimes des trachéoles sont remplies d'un liquide.

d'air couvre les spiracles, est transportée sous l'eau par l'insecte qui doit périodiquement refaire surface pour renouveler l'air. Les gaz diffusent directement de la bulle à l'eau et vice versa. Quelques insectes aquatiques (larves d'éphémères et de libellules) ont des trachéobranchies. Les gaz diffusent à travers la surface des branchies vers les ramifications du système trachéen qu'elles renferment.

## *Circulation et régulation de la température*

Comme celui des autres arthropodes, le système circulatoire des insectes est ouvert et le vaisseau dorsal contractile (« cœur ») pompe le sang (ou hémolymphe) et l'envoie dans l'espace hémocœlien. Le sang baigne les tissus et retourne au cœur par les ostia. Le liquide circulant distribue les nutriments, les hormones,évacue les déchets et des cellules amœboïdes participent à la défense de l'organisme et aux mécanismes de réparation. Le sang, sauf exception, n'assure pas le transport des gaz.

Comme écrit précédemment la thermorégulation est une condition impérative pour les insectes qui volent. Théoriquement tous les insectes se chauffent au soleil ou en restant sur des surfaces chaudes. Parce qu'ils utilisent des sources de chaleur extérieures, ils sont considérés comme ectothermes. D'autres insectes (par exemple certaines mites, les bourdons alpins et les coléoptères) génèrent de la chaleur en contractant rapidement les muscles du vol, un processus connu sous le nom de thermogenèse de frissons. La chaleur métabolique produite de cette façon peut élever la température des muscles thoraciques de 0 à 35 °C. Les insectes qui dépendent dans une certaine mesure de sources de chaleur métaboliques ont une température du corps variable et sont, parfois, qualifiés d'hétérothermes. Les insectes peuvent aussi se rafraîchir en recherchant les habitats frais et humides.

Les abeilles mellifiques régulent leur température interne et la température de la ruche. Elles ont besoin d'une température interne de 35 °C pour voler. La contraction des muscles du vol produit de la chaleur, et l'évaporation de fluide régurgité refroidit et maintient le corps à la température idéale de 35 °C. Cette température doit être également maintenue dans la ruche pour le bon déroulement du développement des œufs et la formation de la cire. Pour augmenter la température de la ruche, les abeilles ouvrières se regroupent en clusters serrés et génèrent la chaleur en contractant leurs muscles. Pour dissiper la chaleur, les abeilles se positionnent à l'entrée de la ruche et battent des ailes permettant à l'air frais extérieur d'entrer dans la ruche. Les abeilles assurent ainsi la ventilation de la ruche. En hiver la chaleur est générée à l'intérieur de la ruche par des « clusters d'hiver ». La thermogenèse de frisson mise en jeu par ces clusters maintient la température aux alentours de 20 °C même s'il gèle à l'extérieur.

## *Fonctions nerveuses et sensorielles*

L'organisation du système nerveux des insectes est comparable à celle décrite chez les annélides et les autres arthropodes (*voir Figure 15.8*). Le ganglion supraœsophagien est associé aux structures sensorielles de la tête. Des connectifs le mettent en relation avec le ganglion sous-œsophagien, lequel innerve les pièces buccales ainsi que les glandes salivaires et a une influence excitatrice générale sur d'autres parties du corps. Les ganglions segmentaires du thorax et de l'abdomen présentent différents degrés de fusion selon les taxa. Les insectes possèdent également un système nerveux viscéral bien développé qui innerve le tube digestif, les organes reproducteurs et le cœur.

Les recherches ont montré que les insectes sont capables d'apprentissage et ont une mémoire. Par exemple, les abeilles (ordre des Hyménoptères), reconnaissent instinctivement les objets qui ressemblent à des fleurs par leurs formes et leur capacité à absorber l'ultraviolet par laquelle le centre de la fleur apparaît sombre. Si une abeille est récompensée avec du nectar et du pollen, elle apprend l'odeur de la fleur. Des abeilles sont nourries en utilisant des « mangeoires artificiellement parfumées ». Mises une seule fois en présence d'une odeur, elles la reconnaissent, parmi d'autres, dans 90 % des cas, lors de tests ultérieurs. L'odeur est un indicateur sûr pour les abeilles, car, contrairement à la forme ou la couleur, il demeure constant et ne peut être modifié par le vent, la pluie ou les herbivores.

Les organes sensoriels des insectes sont similaires à ceux des autres arthropodes, mais ils sont spécialisés pour fonctionner sur terre. Les mécanorécepteurs perçoivent le déplacement physique du corps ou de parties du corps. Des soies sont réparties sur les pièces buccales, les antennes et les pattes (*voir Figure 14.10a*). Le contact, les mouvements de l'air et les vibrations du substrat sont susceptibles de déplacer les soies. Des récepteurs d'étirement localisés au niveau des articulations, sur d'autres parties de la cuticule et sur les muscles contrôlent la posture et la position.

L'ouïe est une sensibilité mécanoréceptive qui met en jeu des récepteurs mis en mouvement par des variations de la pression exercée par l'air. Tous les insectes peuvent répondre à ce stimulus par l'intermédiaire de soies largement distribuées sur le corps, mais, certains d'entre eux, ont des récepteurs spécialisés. Par exemple, les **organes de Johnston** sont à la base des antennes de beaucoup d'insectes, dont les moustiques et les moucherons (ordre des Diptères). De longues soies qui vibrent à certaines fréquences du son couvrent leurs antennes. Elles entraînent un déplacement de l'antenne dans sa cavité et la stimulation de cellules sensorielles. Des vagues de sons dont la fréquence est comprise entre 500 et 550 cycles par seconde (cps) attirent le mâle du moustique *Aedes aegypti* et stimulent l'accouplement. Ces fréquences correspondent à celles que les femelles produisent avec les battements de leurs ailes. Les **organes tympanaux (ou tympaniques)** sont dans les pattes des criquets et des katydides (ordre des Orthoptères), dans l'abdomen des sauterelles (ordre des Orthoptères) et de quelques mites (ordre des Lépidoptères) ainsi que dans le thorax d'autres mites. Les organes tympaniques comprennent une membrane cuticulaire fine qui recouvre un grand sac à air. Ce dernier fonctionne comme une caisse de résonance. Sous la membrane sont positionnées des cellules sensorielles qui détectent les variations de pression. Les organes tympaniques de la sauterelle détectent les sons de fréquences comprises entre 1 000 et 50 000 cps. (L'homme réagit aux fréquences comprises entre 20 et 20 000 cps). La position bilatérale des organes tympaniques permet aux insectes de discriminer la direction et l'origine du son.

Les organes tympaniques des mites de la famille des Noctuides sont sensibles aux sons dont la gamme de fréquences se situe entre 3 000 et 150 000 cps et englobe les fréquences ultrasoniques (fréquences trop élevées pour que les sons soient entendus par l'homme) que les chauves-souris émettent pour localiser leurs proies par écholocation. Dans l'écholocation, les ultrasons émis sont réfléchis par les insectes en vol et réceptionnés par les oreilles externes, inhabituellement développées, des chauves-souris. En traitant l'information reçue, la chauve-souris situe exactement l'insecte et peut même savoir à quel type il appartient. Les organes tympaniques de la noctuidé peuvent déterminer la distance à laquelle se trouve la chauve-souris et la direction des émissions puisque les sons rebondissent sur son corps. Les organes tympaniques étant disposés bilatéralement, le son qui arrive du côté droit stimule plus fortement l'organe tympanique droit que le gauche qui est masqué par le corps.

La chauve-souris est approximativement localisée ; l'insecte peut tenter d'esquiver l'attaque.

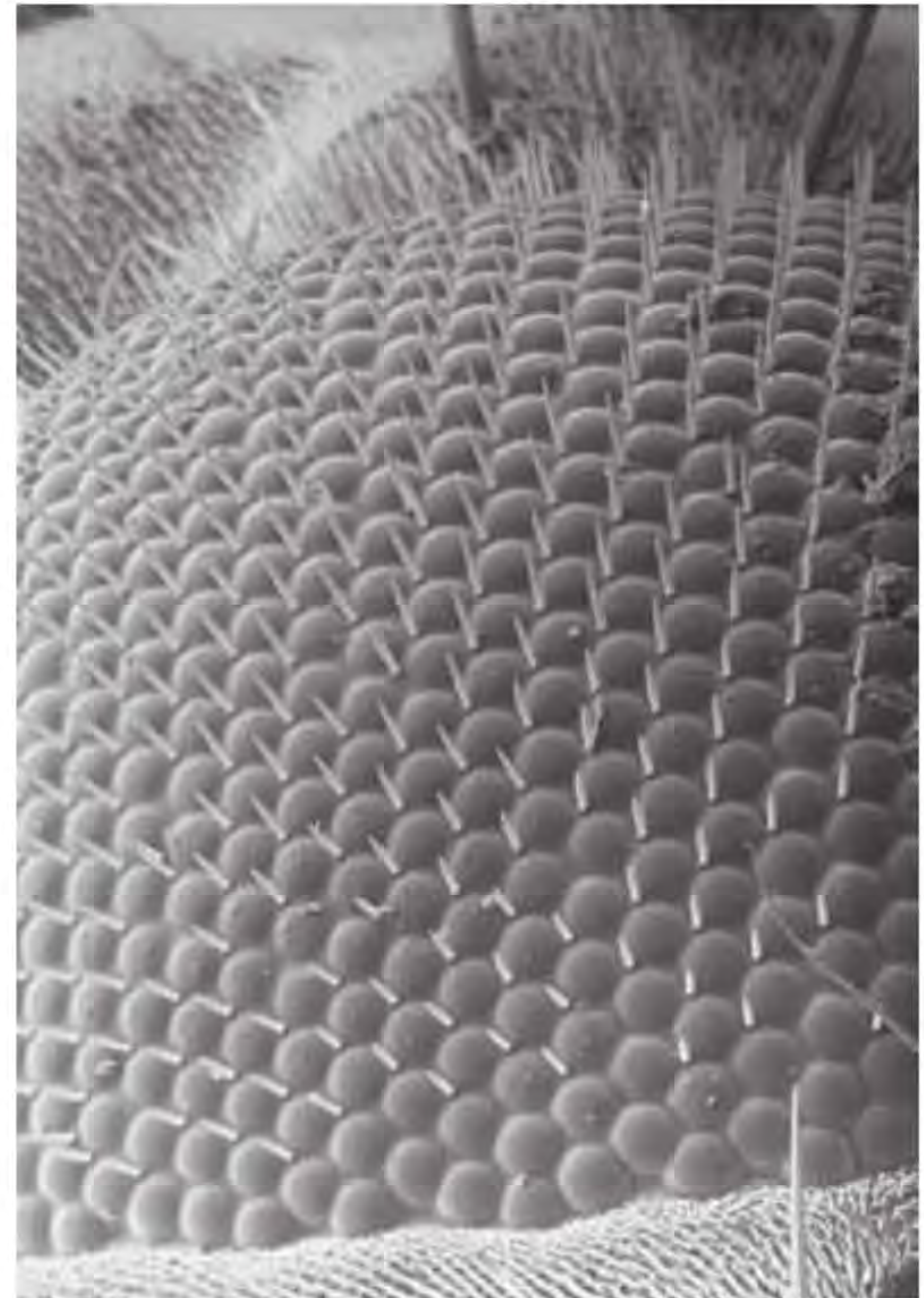
La chémoréception est mise à profit pour le choix de la nourriture, la sélection des sites de ponte, l'accouplement et l'organisation sociale, chez certains insectes. Les chémorécepteurs sont généralement abondants sur les pièces buccales, les antennes, les pattes et les ovipositeurs. Ils se présentent sous la forme de soies, boutons, puits et plaques avec un ou plusieurs pores conduisant à des terminaisons nerveuses. Les substances chimiques diffusent par les pores et se lient aux terminaisons nerveuses.

Tous les insectes détectent la lumière et peuvent l'utiliser pour l'orientation, la navigation, la nutrition et d'autres fonctions. Les **yeux composés** sont bien développés chez la grande majorité des insectes. Ils sont structuralement et fonctionnellement similaires à ceux des autres arthropodes et des résultats récents sont en faveur d'une homologie (ancêtre commun) avec ceux des crustacés. Ils sont formés de photorécepteurs appelés **ommatidies**, en nombre variable, de quelques-uns à 28 000, rassemblés en une structure à multiples facettes. La surface externe de chaque ommatidie est une lentille et correspond à une facette. Sous la lentille se trouve un cône cristallin. Lentille et cône sont des structures de convergence des rayons lumineux (N. d. T. la lentille cuticulaire est l'équivalent de la cornée ; elle porte le nom de cornéule). Certaines cellules de l'ommatidie, appelées cellules rétinuliennes, sont disposées autour d'une structure qui collecte la lumière et porte le nom de rhabdome. À son niveau, l'énergie de la lumière est convertie en impulsions nerveuses (N. d. T. la conversion de l'énergie photonique en impulsions nerveuses ou potentiels d'action est la phototransduction ; la rétinule, équivalent de la rétine, est la région photosensible de l'ommatidie). Des cellules pigmentaires entourent le cône cristallin et le rhabdome empêchant la lumière canalisée sur un rhabdome d'atteindre les ommatidies adjacentes (Figure 15.10).

Des insectes forment des images des objets environnants, mais, pour la plupart, le concept d'image n'a pas de réelle signification. Les yeux composés sont surtout impliqués dans la détection du mouvement. Le déplacement d'un point lumineux, d'un angle de moins de 0,1, est détecté par plusieurs ommatidies adjacentes. Ceci explique que les abeilles soient attirées par des fleurs agitées par le vent et que les insectes prédateurs sélectionnent des proies mobiles.

Les yeux composés sont sensibles à des longueurs d'ondes que l'œil humain ne peut détecter, particulièrement dans la région du spectre qui couvre les ultraviolets. Dans l'œil composé de l'abeille mellifique, deux cellules rétinuliennes sont, dans chaque ommatidie, spécialisées dans la détection des UV (N. d. T. les auteurs utilisent le terme de rhabdome comme un synonyme de cellule photoréceptrice ou cellule rétinulienne, c'est incorrect. Le rhabdome est la structure axiale de l'ommatidie, formée par l'intrication des rhabdomères portés par les cellules rétinuliennes). Le cœur ou centre de beaucoup de fleurs (étamines et pistil) apparaît sombre après illumination par les UV. C'est une adaptation qui, apparemment, attire les insectes pollinisateurs vers les organes reproducteurs de la fleur (Figure 15.11). Une cellule rétinulienne, dans chaque ommatidie de l'œil d'abeille, détecte la polarisation des radiations UV. La navigation des abeilles, depuis ou vers leurs sources de nourriture, est basée sur la position de la source par rapport au soleil. En ayant la possibilité de détecter la direction de la lumière polarisée, les abeilles peuvent s'orienter même si le soleil est caché par les nuages.

Les ocelles sont structurés autour de 500 à 1 000 cellules photoréceptrices disposées sous une lentille cuticulaire simple (*voir Figure 14.10b*) (N. d. T. les ocelles n'ont jamais de cristallin). Ils



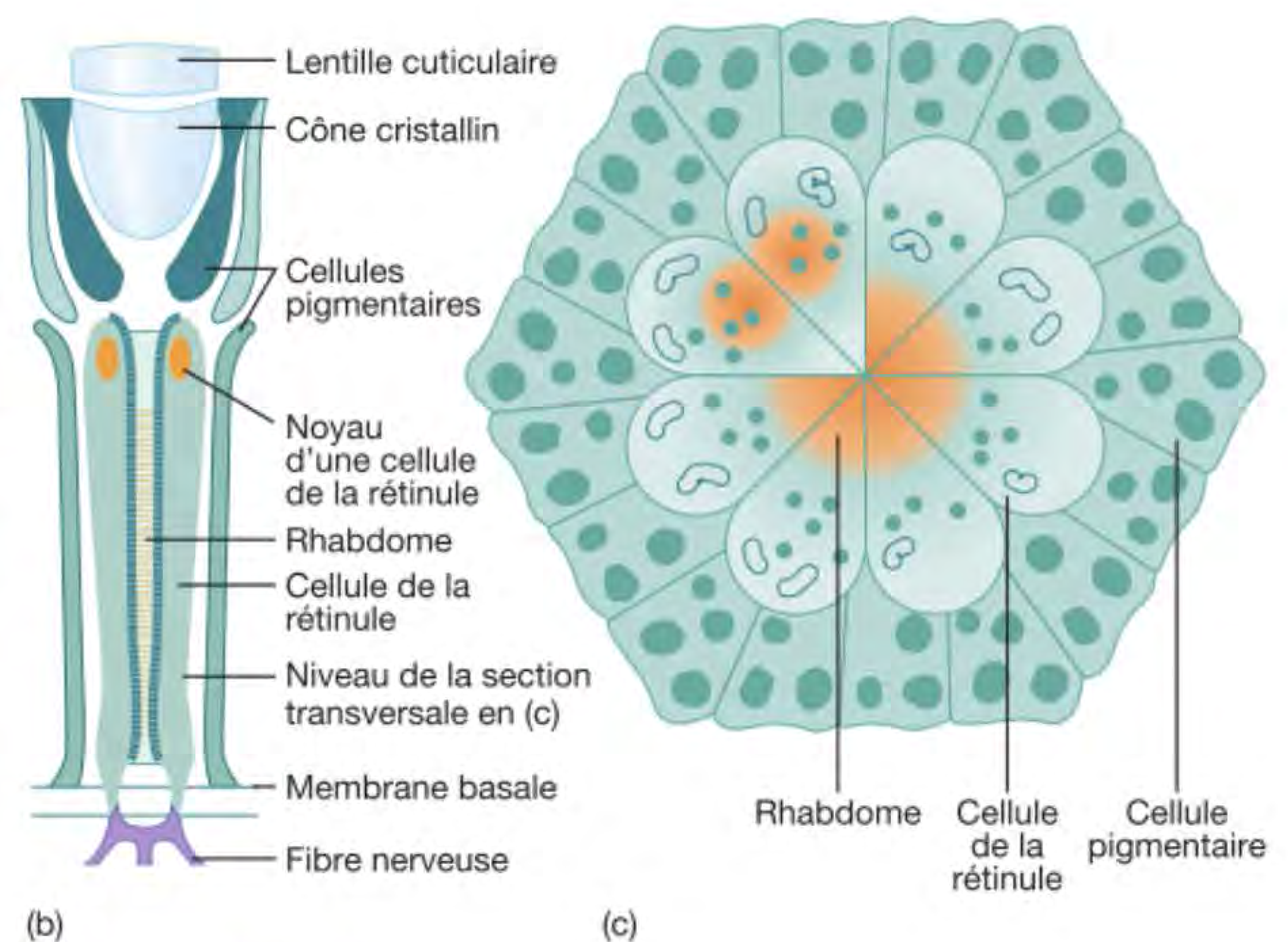




**FIGURE 15.10**

**Œil composé d'un insecte.** (*a*) Œil composé de *Drosophila* (MEB × 300). Chaque facette de l'œil est la lentille d'une unité sensorielle simple appelée ommatidie. (*b*) Structure d'une ommatidie. La lentille et le cône cristallin sont des structures de convergence de la lumière. Les cellules de la rétinule ont des surfaces réceptrices de lumière appelées rhabdomes. Les cellules pigmentaires d'une ommatidie empêchent la lumière qui la frappe d'atteindre les ommatidies adjacentes. Chez les insectes qui sont actifs la nuit, les cellules pigmentaires sont souvent migratrices et le pigment peut être concentré autour du cône cristallin. Chez ces insectes, de faibles niveaux de lumière émis par des points largement dispersés peuvent exciter une ommatidie. (*c*) Section transversale au niveau du rhabdome d'une ommatidie.


(a)


(b)

**FIGURE 15.11**

**Vision de l'ultraviolet chez les insectes.** Plusieurs fleurs observées sous illumination UV prennent un motif particulier dit « œil de bœuf », une adaptation de la fleur qui apparemment conduit les insectes pollinisateurs vers les organes reproducteurs. La fleur de St John's Wort (*Hypericum calycinum*) est montrée ici sous une illumination normale (*a*) et après utilisation d'un filtre ultraviolet (*b*) telle que l'insecte peut la voir.

sont sensibles aux variations d'intensité lumineuse et peuvent jouer un rôle important dans le contrôle des rythmes journaliers.

La complexité du comportement de certains insectes est trompeuse. Elle paraît être le résultat d'une prise de décision consciente. Cela est rarement le cas. Comme la réponse d'échappement des mites aux cris des chauves-souris ou la capacité de navigation des abeilles, les comportements sont des réflexes qui reposent uniquement sur des interactions spécifiques entre cellules nerveuses.

## Excrétion

Les structures excrétrices principales des insectes sont les tubules de Malpighi et le rectum. Les tubules de Malpighi sont aveugles, flottent dans l'hémocœle et s'ouvrent dans le tractus digestif à la jonction entre le tube digestif moyen et le tube digestif postérieur. La surface interne de leurs cellules porte des microvillosités. Les ions sont transportés activement et l'eau suit passivement. L'acide urique, les acides aminés et les ions sont sécrétés dans les tubules (Fig. 15.12). L'acide urique l'est également dans le tube digestif. Dans le rectum, l'eau certains ions et d'autres substances sont réabsorbés et l'acide urique est éliminé. Les tubules de Malpighi des insectes ne sont pas homologues de ceux trouvés chez certains arachnides. Chez ces derniers, ils s'attachent au niveau du tube digestif postérieur (N. d. T. le site d'émergence donc d'attache des tubules des arachnides se localiserait, pour d'autres auteurs, au niveau postérieur du tube digestif moyen. Au-delà de ces informations contradictoires, le fait essentiel à retenir est que les uns et les autres ne sont pas homologues, car ils n'ont pas la même origine embryologique).

Comme cela a été signalé dans le Chapitre 14, l'excrétion d'acide urique est avantageuse pour les animaux terrestres, car elle minimise la perte d'eau. Il y a, toutefois, un compromis évolutif. La conversion des déchets azotés primitifs comme l'ammoniac en acide urique a un coût énergétique. Près de la moitié de l'énergie fournie par l'alimentation consommée par un insecte terrestre est utilisée dans ce but ! Chez les insectes aquatiques, l'ammoniac diffuse hors du corps dans l'eau environnante.

## Régulation chimique

Le système endocrinien contrôle de nombreuses fonctions de l'insecte comme la sclérotinisation cuticulaire (*voir Chapitre 14*), l'osmorégulation, la maturation des œufs, le métabolisme cellulaire, le péristaltisme digestif et le rythme cardiaque. Comme chez tous les arthropodes, la mue est sous contrôle neuroendocrinien. Chez les insectes, le ganglion supraœsophagien et deux glandes, les corpora allata (corps allates) et les glandes prothoraciques, contrôlent ces activités.

Les cellules neurosécrétrices du ganglion supraœsophagien synthétisent l'ecdysiotropine (N. d. T. Beaucoup de synonymes : ecdysiotrophine, prothoracotropine ou PTTH = hormone prothoracotrope). Elle est véhiculée par les cellules neurosécrétrices jusqu'aux corpora cardiaca (corps cardiaques), qui la libèrent dans la circulation. Elle a pour cibles les glandes prothoraciques et induit

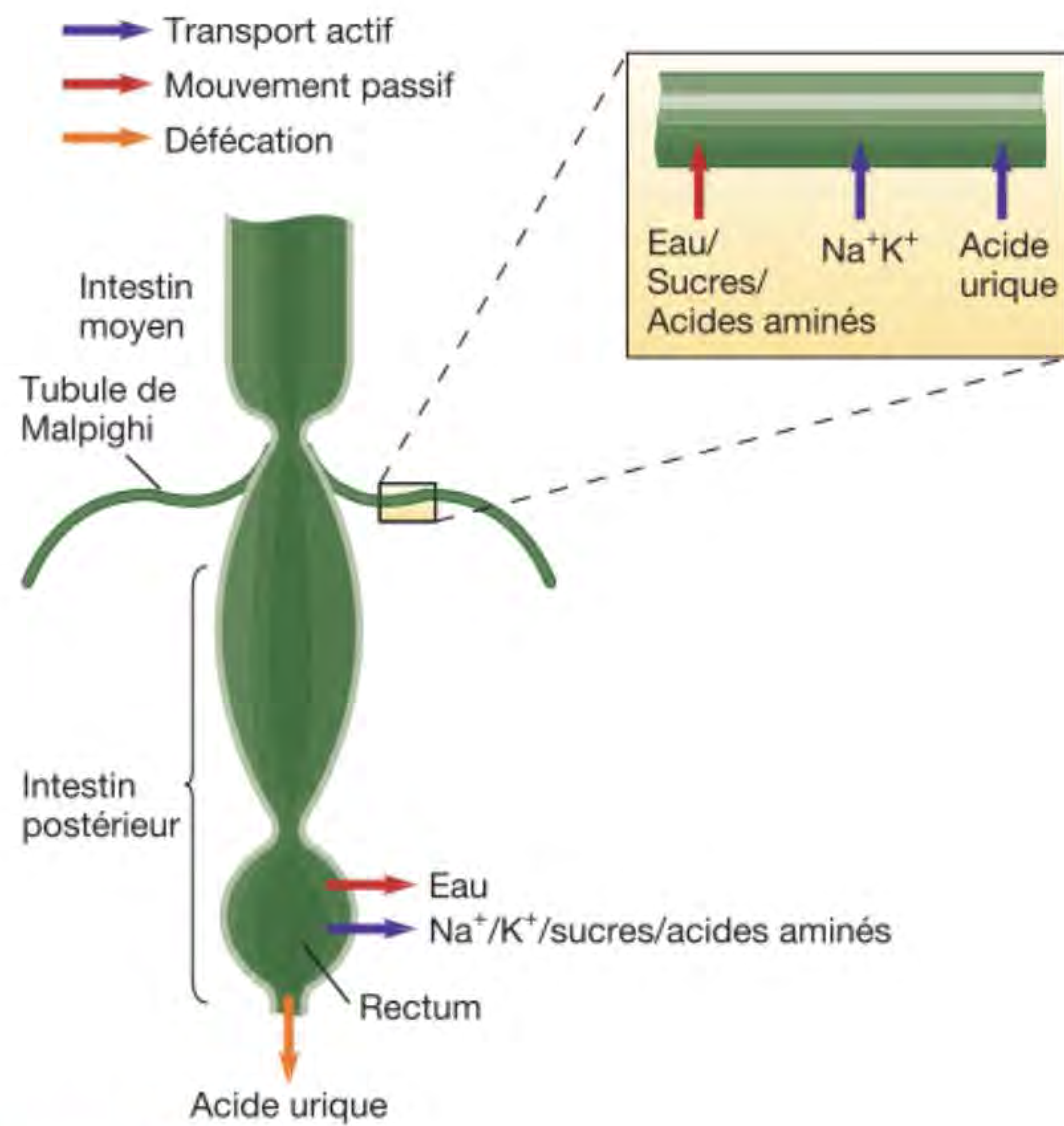



**FIGURE 15.12**

**Excrétion de l'insecte.** Les tubules de Malpighi prélèvent les déchets azotés de l'hémocœte. Des ions variés sont activement transportés au travers de l'épithélium des tubules. L'eau suit le mouvement des ions et transporte des acides aminés, des sucres et certains déchets azotés de façon passive. L'eau, des ions et des composés organiques sont réabsorbés dans la portion basale des tubules de Malpighi et dans l'intestin postérieur ; le reste est réabsorbé au niveau du rectum. L'acide urique, transféré dans l'intestin postérieur, est excrété.

la sécrétion d'ecdysone. L'ecdysone initie la réabsorption des parties internes de la procuticule et la formation du nouvel exosquelette. Le Chapitre 25 détaillera ces évènements de façon plus approfondie. D'autres hormones participent aussi au déroulement de la mue. Le recyclage du matériel procuticulaire absorbé, les changements dans les rythmes métaboliques et le dépôt de pigment font partie des évènements contrôlés par les hormones.

Chez les immatures, les corpora allata produisent et libèrent de petites quantités d'hormone juvénile. La quantité d'hormone juvénile circulante détermine la nature de la mue qui suit. Des concentrations élevées entraînent une nouvelle mue larvaire et l'apparition d'un second stade immature, des concentrations intermédiaires celle d'un troisième stade immature, des concentrations faibles, enfin, celle d'une mue qui conduit au stade adulte. La chute du niveau de l'hormone juvénile circulante s'accompagne également de la dégénérescence de la glande prothoracique de telle sorte que, chez beaucoup d'insectes, les mues cessent une fois le stade adulte atteint. De façon intéressante, après la mue finale le niveau de l'hormone juvénile augmente à nouveau. À ce stade, l'hormone a un autre rôle. Elle induit le développement d'organes sexuels accessoires, la synthèse du vitellus et la maturation de l'œuf.

Les phéromones sont des substances chimiques qu'un animal libère et qui provoquent des changements comportementaux et physiologiques chez un autre membre de la même espèce. Les zoologistes ont décrit différents effets des phéromones d'insectes (Tableau 15.2). Les phéromones sont souvent si spécifiques que les stéréoisomères (molécules images en miroir) peuvent être inefficaces. Le vent et l'eau peuvent transporter les phéromones sur plusieurs kilomètres et un petit nombre de molécules interagissant avec le chémorécepteur d'un autre individu peut déclencher une réponse.

**TABLEAU 15.2**
**FONCTIONS DES PHÉROMONES D'INSECTE**

**Phéromones sexuelles** – Excitent ou attirent les membres de sexes opposés ; accélèrent ou retardent la maturation sexuelle. Exemple : Les mites femelles produisent et libèrent des phéromones qui attirent les mâles.

**Phéromones de régulation des castes** – Utilisées par les insectes sociaux pour contrôler le développement des individus dans une colonie (terme impropre, il faut parler de société N. d. T.). Exemple : La quantité de « gelée royale » avec laquelle est nourrie une larve femelle d'abeille détermine son destin, en ouvrière ou en reine.

**Phéromones d'agrégation** – Produites pour attirer les individus sur les sites de nutrition ou d'accouplement. Exemple : Certains scolytes se rassemblent sur les pins au cours de l'attaque d'un arbre.

**Phéromones d'alarme** – Libérées pour avertir d'autres individus d'un danger ; peuvent causer une orientation vers la source de phéromone et entraîner une attaque ou, au contraire, une fuite loin de la source. Exemple : L'aiguillon d'une abeille alarme les abeilles dans le voisinage, qui sont susceptibles d'attaquer.

**Phéromones de piste** – Déposées par les insectes qui recherchent la nourriture pour aider les autres membres de leur colonie à identifier la localisation et la quantité de nourriture trouvée. Exemple : Les fourmis suivent souvent une piste tracée par une phéromone à partir de la source de nourriture. La voie est renforcée chaque fois qu'une fourmi l'emprunte.

## *Reproduction et développement*

Une des raisons du succès des insectes tient à leur haut potentiel reproductif. La reproduction en milieu terrestre présente, toutefois, des risques. La température, l'humidité et les apports nutritifs varient avec les saisons. La fécondation interne requiert des structures copulatrices évoluées, car les gamètes exposés à l'air se dessèchent rapidement. De plus, des mécanismes doivent être mis en jeu pour que la rencontre entre mâle et femelle intervienne au moment approprié.

Des interactions complexes entre facteurs internes et facteurs externes environnementaux régulent la maturité sexuelle. La régulation interne inclut des interactions entre glandes endocrines (principalement les corpora allata) et les organes reproducteurs. La quantité et la qualité de la nourriture sont un des facteurs externes possibles. Par exemple, les œufs de moustiques (ordre des Diptères) n'entrent en maturation qu'après un repas de sang pris par la femelle et le nombre d'œufs produits est proportionnel à la quantité de sang ingérée. Un autre facteur externe, régulateur des activités liées à la reproduction de beaucoup d'insectes, est la photopériode (durée relative du jour et de la nuit sur une période de 24 heures) qui indique le changement de saison. Densité de population, température et humidité sont d'autres facteurs qui doivent être pris en compte.

La fécondation, chez quelques insectes, dont le poisson d'argent (ordre des Thysanoures) et les collemboles (ordre des Collemboles) est indirecte. Le mâle dépose un spermatophore que la femelle récupère ensuite. La plupart des insectes, toutefois, ont des comportements d'accouplement complexes impliquant localisation et reconnaissance du partenaire sexuel, positionnement du partenaire pour l'accouplement et, éventuellement, pacification d'un partenaire agressif. Le comportement sexuel met en jeu des phéromones (mites, ordre des Lépidoptères), des signaux visuels (lucioles, ordre des Coléoptères) et sonores, auditifs (cigales, ordre des Hémiptères ; sauterelles, criquets et katylides, ordre des Orthoptères). Une fois

que les stimuli ont permis le rapprochement du mâle et de la femelle, des stimuli tactiles ayant pour origine les antennes et d'autres appendices participent au positionnement correct pour la copulation.

Les appendices copulatoires abdominaux permettent le transfert du sperme dans le réceptacle séminal du tractus femelle (*voir Figure 15.8*). Les œufs sont fécondés au moment de leur émission et sont déposés, habituellement près de la source alimentaire des larves, au moyen d'un **ovipositeur**. Les œufs sont entourés souvent d'une capsule résistante (N. d. T. le chorion) et peuvent être regroupés dans une enveloppe protéique de protection appelée oothèque qui favorise le développement embryonnaire en milieu sec.

***Développement de l'insecte et métamorphose*** L'évolution des insectes s'est traduite par une divergence entre les formes et les habitudes des stades immature et adulte. Les stades immatures correspondent à une période dans le cycle de l'insecte dévolue à la croissance et à l'accumulation de réserves énergétiques nécessaires à la transition vers l'âge adulte. La croissance est accompagnée de mue d'un stade d'**intermue** à un autre. Le stade adulte assure la reproduction et la dispersion. La tendance évolutive des insectes est de passer la plus grande partie de leur vie en stades immatures. Les modes de développement reflètent différents degrés de divergence entre formes immatures et adultes et sont classés en trois (parfois quatre) catégories. Des interactions complexes entre hormone juvénile et ecdysone contrôlent la transition entre les stades immatures et adultes et les différences entre les modes de développement (*voir Figure 25.6*).

Les insectes **amétaboles** (Gr. *a*, sans + *metabolos*, changement) ont un développement direct, sans métamorphose. Les différences essentielles entre les adultes et les immatures (juvéniles) portent sur la taille et la maturité sexuelle. Adultes et immatures n'ont pas d'ailes. Les mues sont en nombre variable selon les espèces et, contrairement aux autres insectes, se poursuivent après l'acquisition de la maturité sexuelle. Les poissons d'argent (ordre des Thysanoures) sont des exemples d'insectes amétaboles. Les premiers insectes, qui leur ressemblaient, l'étaient probablement aussi.

Chez les insectes ailés ou ptérygotes le développement est indirect, avec métamorphoses (insectes métaboles). Les premiers insectes ailés ont développé une métamorphose de type hémimétabole. Dans un tel développement, un nombre déterminé de mues, dépendant des espèces, sépare l'œuf de l'adulte et les formes immatures se transforment progressivement en adulte. Les ailes se développent (à l'exception des insectes qui, comme les poux, les ont secondairement perdues), la taille adulte du corps et les proportions sont atteintes, les génitalia se différencient. Les stades immatures sont appelés **nymphes**. Les sauterelles (ordre des Orthoptères) et les punaises (ordre des Hémiptères) sont des exemples d'insectes hémimétaboles (Figure 15.13). Quand ils sont aquatiques, les stades immatures sont souvent pourvus de branchies (cas des mouches de mai, ordre des Éphéméroptères ; des libellules, ordre des Odonates). Ces stades immatures portent le nom de **naïades** (L. *naiad*, nymphe aquatique).

Les insectes qui, en nombre d'espèces, ont connu le plus de succès, ont un développement indirect à métamorphose holométabole (ce sont des holométaboles). Dans la **métamorphose holométabole** (Gr. *holos*, entière, complète), les immatures portent plus précisément le nom de larves parce qu'ils sont très différents des adultes quant à la forme du corps, le comportement et l'habitat (Figure 15.14). La vie larvaire est une période de grande voracité, de croissance rapide ponctuée de mues. Le nombre de stades larvaires est spécifique et la dernière mue larvaire fournit une **pupe**.

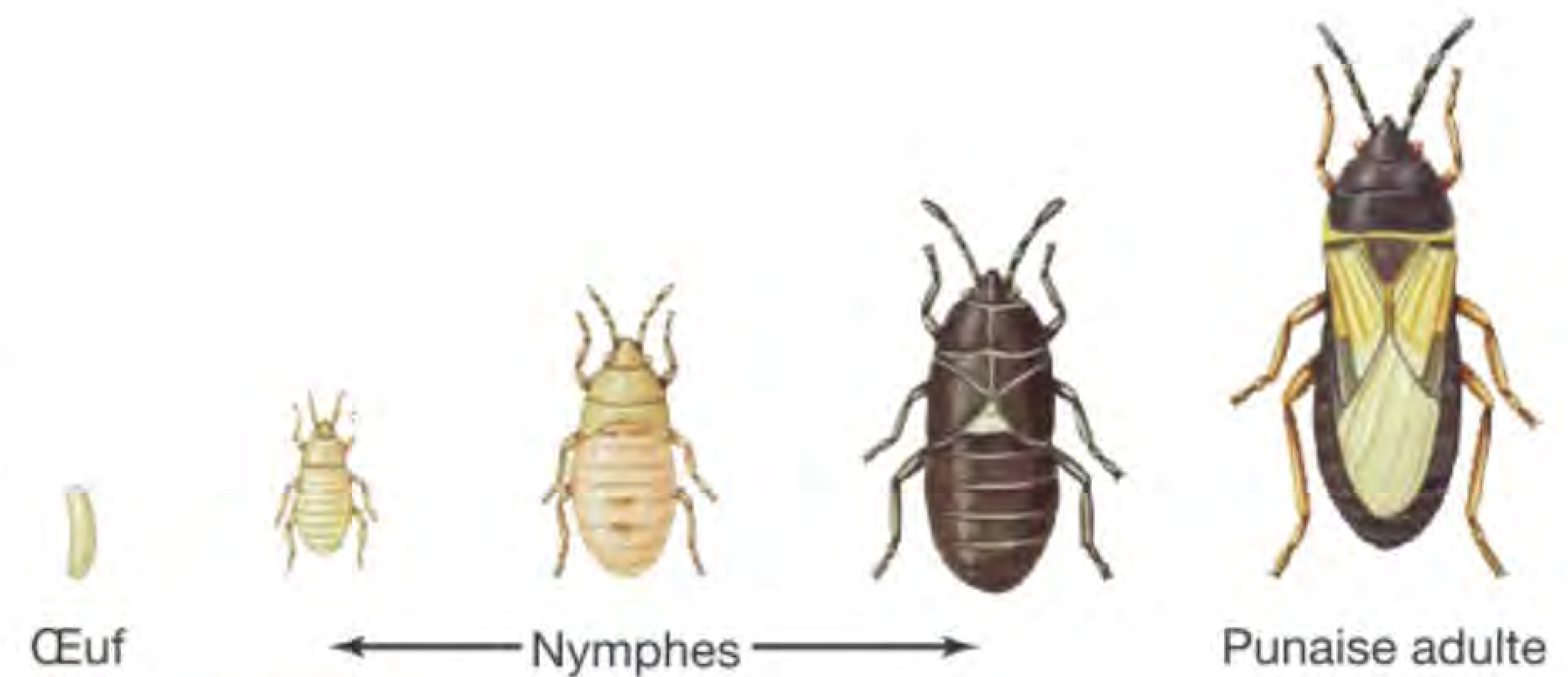



**FIGURE 15.13**

**Développement hémimétabole de la punaise *Blissus leucopterus* (Ordre des Hémiptères).** Les œufs à l'éclosion produisent des nymphes. Noter l'augmentation graduelle de la taille des nymphes et le développement des fourreaux alaires externes. Au stade adulte, les ailes sont pleinement développées et l'insecte est sexuellement mature.

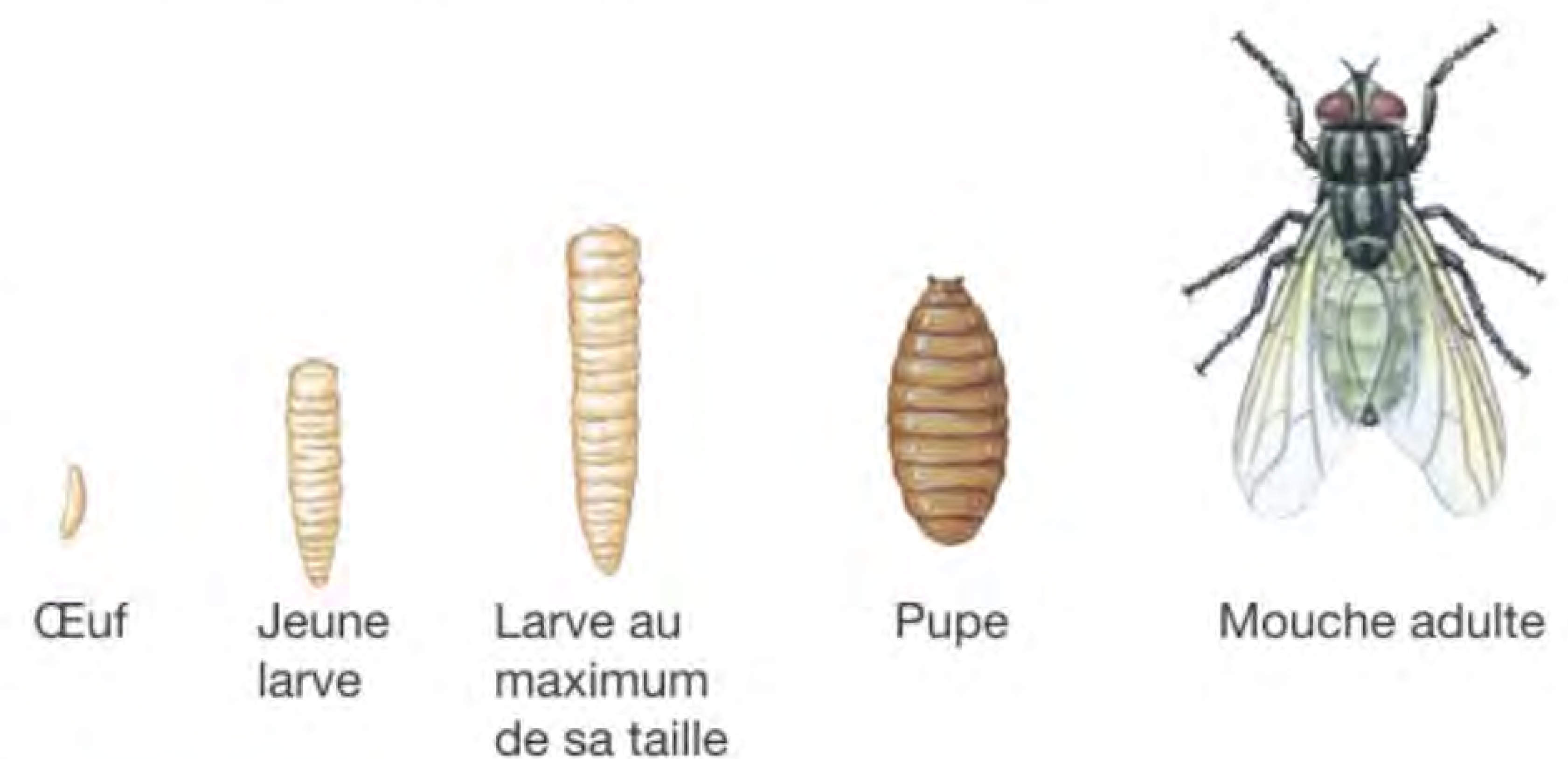



**FIGURE 15.14**

**Développement holométabole de la mouche *Musca domestica* (Ordre des Diptères).** L'œuf éclot en une larve qui est différente de l'adulte à la fois dans sa forme et dans son habitat. Après un certain nombre de stades larvaires l'insecte entre en pupaison. Durant le stade pupal, les caractéristiques de l'adulte se mettent en place.

La pupe est une forme apparemment inactive, mais elle est le siège de changements cellulaires radicaux à l'issue desquels sont mises en place les caractéristiques de l'insecte adulte. Une coque protectrice peut enfermer le stade pupal. C'est un **cocon** partiellement ou entièrement composé de soie qui est construit par les mites et d'autres lépidoptères. La **chrysalide** ((cas des papillons, ordre des Lépidoptères) et le **puparium** (exemple des mouches, ordre des Diptères) sont les exosquelettes de la dernière mue, non éliminés et retenus par la pupe qu'ils emprisonnent. D'autres insectes (exemples, les moustiques, ordre des Diptères) ont des pupes libérées de l'exosquelette larvaire et qui peuvent donc être actives. La mue finale (mue imaginale N. d. T) libère l'adulte (ou imago) qui s'est constitué dans le cocon, la chrysalide ou le puparium. L'adulte constitué utilise souvent ses mandibules pour fendre le cocon ou toute autre protection. Le processus terminal est l'émergence (ou éclosion, terme impropre). Les adultes sont essentiellement impliqués dans la reproduction sexuée.

Soixante-quinze pour cent ou plus des espèces d'insectes décrites sont holométaboles (*voir Tableau 15.1*). Ce type de développement présente deux avantages qui expliquent vraisemblablement leur succès. Le premier est que la compétition entre les larves et les adultes est réduite. Il n'y a par exemple pas de compétition possible pour la nourriture entre une chenille et le papillon adulte. Un

écosystème donné peut en conséquence renfermer un nombre plus important d'individus d'une espèce particulière. Le deuxième avantage est qu'un stade de l'insecte holométabole est adapté pour assurer un rôle déterminé, par exemple, la dispersion, le passage de l'hiver, la survie dans des conditions de chaleur élevée et de sécheresse. Par exemple, les pupes de certaines mites (ordre des Lépidoptères, famille des Saturniides) entrent dans une phase d'inactivité quand la durée du jour sur 24 heures devient inférieure à 14 heures. C'est un état physiologique de dormance appelé **diapause**. La cuticule translucide de la pupe lui permet de détecter le moment où la durée du jour dépasse à nouveau 14 heures et le développement reprend. La chaleur après une période de froid est également un signal de fin de diapause. Le stade pupal de ces mites est donc un stade adapté à l'hivernage.

## *Comportement des insectes*

Les insectes ont beaucoup de comportements complexes. La plupart sont innés (génétiquement programmés). Par exemple, une reine d'abeille qui vient d'émerger cherche et essaie de détruire les autres larves et pupes de reines de la ruche. Ce comportement est inné, car rien n'a indiqué à la reine que sa survie dépendait de la mort ou de la dispersion de toutes les autres reines potentielles. De la même façon, aucune expérience ne l'avait renseignée sur la différence de forme existant entre les loges royales et les cellules contenant les larves ou les pupes d'ouvrières. Certains insectes sont capables d'apprendre et de mémoriser, capacités qui ont joué un rôle important dans leurs comportements.

***Insectes sociaux*** Le comportement social est apparu chez beaucoup d'insectes, mais est particulièrement évident chez ceux qui vivent groupés en colonies. Habituellement, les différents membres de la colonie, sont spécialisés, structuralement et comportementalement, pour accomplir des tâches différentes. Le comportement social est le plus évolué chez les abeilles, les guêpes, les fourmis (ordre des hyménoptères) et les termites (ordre des Isoptères). Chaque type d'individus dans une colonie d'insectes (N. d. T. plutôt que colonie le terme exact devrait être société) est une **caste**. Souvent une société comprend trois ou quatre castes. Les femelles reproductrices sont les reines. Les ouvriers et/ou ouvrières sont stériles, mâles et femelles (chez les termites), femelles (ordre des Hyménoptères) ; ils assurent le maintien et la protection de la colonie. Leurs organes reproducteurs sont généralement dégénérés. Les mâles reproducteurs inséminent la ou les reines ; ce sont les rois ou bourdons. Les soldats sont généralement stériles et peuvent être pourvus de grandes mandibules qu'ils utilisent pour défendre la colonie.

Les sociétés d'abeilles mellifiques (ordre des Hyménoptères) sont organisées autour de trois de ces castes (Figure 15.15). Une reine unique pond tous les œufs. Les ouvrières construisent les rayons de cire qu'elles produisent. Elles rassemblent nectar et pollen, nourrissent les reines et les bourdons, prennent soin des larves, gardent et nettoient la ruche. Elles se répartissent les tâches en fonction de leur âge. Les plus jeunes participent aux travaux autour de la ruche, les plus âgées se chargent de la récolte du nectar et du pollen. À l'exception de celles qui hivernent, la plupart ont une durée de vie d'environ un mois. Les bourdons se développent à partir d'œufs non fécondés (œufs parthénogénétiques), ne travaillent pas, et sont nourris par les ouvrières jusqu'à ce qu'ils quittent la ruche pour s'accoupler à une reine.

Une phéromone émise par la reine contrôle le système de castes des abeilles mellifiques. Les ouvrières lèchent et soignent les reines et d'autres ouvrières. Ce faisant, elles récupèrent et transmettent aux autres ouvrières une phéromone régulatrice de caste. Cette substance bloque les ouvrières dans leur activité d'élevage de nouvelles reines. Lorsque la reine vieillit ou si elle meurt, la quantité de phéromone régulatrice diminue dans la ruche. Les ouvrières recommencent à donner de la nourriture de reine (« gelée royale ») à des larves femelles en cours de développement dans la ruche. La gelée renferme des composés chimiques qui induisent la mise en place des caractéristiques royales. Les larves ainsi nourries deviennent des reines et, lorsqu'elles émergent, elles s'éliminent jusqu'à ce qu'il n'en reste plus qu'une. La reine survivante quitte la ruche pour un vol nuptial puis revient à la colonie et y vit pendant plusieurs années.



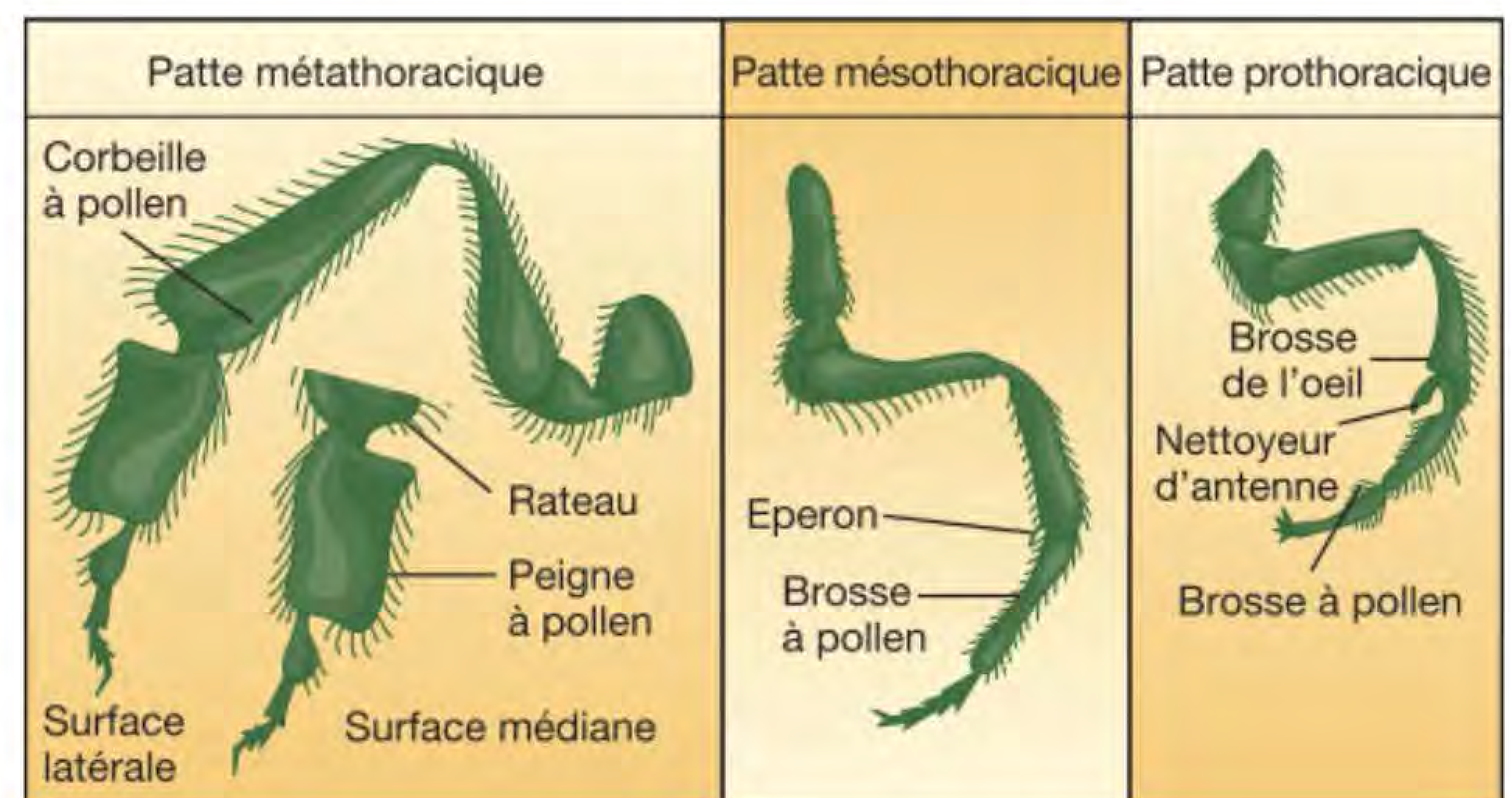




**FIGURE 15.15**

**Abeilles mellifiques (Ordre des Hyménoptères).** Les abeilles mellifiques ont une organisation sociale structurée autour de trois castes. La taille de l'œil et celle du corps distinguent ces castes. (*a*) Une abeille ouvrière. (*b*) Un mâle ou faux-bourdon. (*c*) Une reine marquée avec du bleu pour l'identifier. (*d*) La surface interne des pattes métathoraciques porte des soies qui constituent le peigne à pollen qui enlève le pollen des pattes mésothoraciques et de l'abdomen. Le pollen est ensuite comprimé en une masse solide, transférée dans la corbeille à pollen de la surface externe de la patte et transportée. Les pattes mésothoraciques rassemblent le pollen réparti sur les différentes régions du corps. Les pattes prothoraciques d'une ouvrière nettoient les antennes et le corps du pollen qui y est fixé.

L'évolution du comportement social, marquée par de nombreux individus qui ne donnent pas de descendance et le sacrifice des individus pour la perpétuation de la colonie, semble être contraire au principe de la sélection naturelle dont la force réside dans la transmission de ses propres allèles à la génération suivante. En fait, l'ouvrière qui prend soin des œufs de la reine fait passer plus de gènes à la génération suivante que si elle élevait sa propre progéniture dans le cadre d'un système de reproduction diploïde typique.

Beaucoup d'hyménoptères (abeilles, guêpes et fourmis) ont un système haplodiploïde de détermination du sexe. Dans ce système, les mâles sont haploïdes puisqu'issus du développement d'œufs non fécondés. Les mâles ont une mère, mais pas de père. Les femelles dérivent du développement d'œufs fécondés ; la moitié de leurs gènes proviennent de leur mère, l'autre moitié de leur père. Toutes les filles de ce père reçoivent un jeu identique de gènes parce qu'il est haploïde et que tous les spermatozoïdes qu'il produit sont issus de mitoses. L'autre moitié des gènes des filles provient de la mère (la reine). La combinaison des gènes dans un œuf amplifie la variabilité méiotique (*voir Chapitre 3*). En moyenne, deux filles produites dans un système haplodiploïde de détermination du sexe devraient partager 75 % de leurs gènes, parce que toutes partagent exactement le même jeu de gènes paternels. Deux filles produites dans un système diploïde normal de détermination, par contre, n'en partagent que 50 %, car les gamètes, chez les deux parents, sont issus de méioses. Ces pourcentages confirment le fait qu'une ouvrière d'abeille dont la tâche est d'assurer la survie de la progéniture de la mère (la reine) contribue au transfert à la génération suivante d'un plus grand nombre de gènes communs que si l'ouvrière pouvait s'accoupler dans le cadre d'un système normal diploïde de détermination du sexe. La théorie évolutive qui nous aide à comprendre ces processus, dans lesquels la survie de l'ensemble est favorisée au prix de la survie de l'individu, est la théorie de la **sélection de parentèle**.


Video
Fourmis de l'acacia épineux

## *Insectes et hommes*

Seulement 0,5 % environ d'insectes ont une influence défavorable sur la santé de l'homme et sur son bien-être. Beaucoup d'autres rendent des services précieux et fournissent des produits de valeur commercialisés comme la cire, le miel et la soie pour des milliers d'années. Les insectes sont responsables de la pollinisation d'approximativement 65 % de toutes les espèces de plantes. Les insectes et les plantes à fleurs ont des relations de coévolution dont l'homme bénéficie directement. La valeur annuelle des cultures pollinisées par les insectes est estimée à 19 milliards de dollars par an aux États-Unis.

Vers la fin 2006, les apiculteurs commencèrent à observer une mystérieuse disparition des abeilles dans leurs ruches. Le problème est encore d'actualité et quelques exploitations apicoles ont dû s'arrêter. Étant donné que les abeilles mellifiques pollinisent environ un tiers des plantes de culture qui composent le régime alimentaire de la population des États-Unis, le problème devrait tous nous concerner. L'hypothèse que des pathogènes et des produits chimiques étaient les agents responsables de ce Syndrome d'Effondrement des Colonies d'abeilles (CCD) a été formulée. Trois études publiées en 2012 ont apporté les preuves que les pesticides néonicotinoïdes, qui ont été largement utilisés dès 1990, étaient en cause. Ces pesticides étaient systématiquement appliqués aux graines. Ils circulent dans les systèmes vasculaires des plantes en cours de germination puis en croissance et agissent comme neurotoxines sur les insectes nuisibles. Malheureusement les pesticides ont dû avoir le même effet sur les abeilles pollinisatrices des fleurs de ces plantes. En 2010, près de 140 millions d'acres de terre cultivable ont été ensemencés avec des graines traitées par les néonicotinoïdes.

Les insectes sont aussi des agents de contrôle biologique. Un exemple classique d'insecte capable d'en réguler un autre est celui de la coccinelle cardinale (coléoptère Vedalia) et du contrôle qu'elle exerce sur la cochenille. La cochenille *Icerya purchasi* a été introduite en Californie en 1860. Pendant vingt ans, l'industrie du citron a été pratiquement détruite. *Vedalia cardinalis*, la coccinelle cardinale a été introduite en 1888 et 1889 dans les plantations d'arbres atteints par la cochenille. En quelques années l'équilibre a été rétabli et l'industrie du citron a redémarré.

Beaucoup d'autres insectes sont aussi bénéfiques. Ceux qui habitent le sol jouent un rôle important dans son aération, son drainage et son renouvellement et initient les processus de décomposition. D'autres occupent une place importante dans les réseaux alimentaires. Les insectes sont des modèles d'étude et de recherche qui ont contribué à plusieurs grandes avancées en génétique, écologie des populations et physiologie. Ils procurent enfin des heures de plaisir à ceux qui les collectionnent et admirent leur beauté.

Quelques insectes, toutefois, sont parasites et vecteurs de maladies. Les parasites sont représentés par les poux de tête, du corps et du pubis (ordre des Anoploures), les punaises de lit (ordre des Hémiptères) et les puces (ordre des Siphonaptères). Des insectes transmettent des microorganismes pathogènes, des nématodes et des vers plats. Des maladies transmises par les insectes, comme la malaria, la fièvre jaune, la peste bubonique, l'encéphalite, la leishmaniose et le typhus ont changé le cours de l'histoire.

Des insectes sont nuisibles pour les animaux domestiques et les plantes. Certains sont dommageables pour leur santé et réduisent la qualité de leurs produits. Ils se nourrissent de plantes cultivées et transmettent des maladies comme la maladie hollandaise des ormes, des pommes de terre et la jaunisse des asters. Les pertes de revenus suite aux dommages causés aux cultures ou aux maladies transmises par les insectes se chiffrent approximativement à 5 millions de dollars aux États-Unis.

## *Ordres d'insectes : les quatre plus importants*

Détailler la structure, les fonctions, la diversité et les relations écologiques des 30 ordres d'insectes dans un livre de zoologie générale est impossible (*voir Tableau 15.1*). Il y en a toutefois quatre qui, par leur nombre d'espèces, ont la priorité sur tous les autres. Ce sont les Coléoptères (les scarabées), les Lépidoptères (les mites et papillons), les Diptères (les mouches) et les Hyménoptères (les fourmis, abeilles et guêpes).

***Ordre des Coléoptères : Les Scarabés*** Les coléoptères, auxquels appartiennent les scarabées, sont des insectes holométaboles qui regroupent 40 % de toutes les espèces d'insectes et 25 % de toutes les espèces animales. 350 000 espèces sont décrites, mais les entomologistes estiment à 5 millions ou plus celles qui ne le sont pas encore et qui peuplent les écosystèmes des forêts tropicales humides. Les coléoptères vivent dans tous les habitats naturels à l'exception des écosystèmes polaires. Une famille, celle des staphylins (Staphylinidés) renferme des espèces adaptées au milieu marin, plus précisément à la zone de balancement des marées (zone intertidale).

Les adultes ont un exosquelette très dur et des ailes antérieures renforcées, protectrices (les élytres) qui couvrent la région dorsale de l'animal lorsqu'il n'est pas en vol. En vol, elles se soulèvent pour permettre aux ailes postérieures, membraneuses, de se déployer.



**FIGURE 15.16**

**Ordre des Coléoptères.** Les bombardiers (Carabidae, *Brachinus* sp. et autres) expulsent des produits chimiques à partir de deux glandes de leur abdomen. Le mélange de ces composés après catalyse enzymatique crée une réaction exothermique violente qui peut être fatale aux insectes prédateurs et causer des brûlures à la peau humaine. Le faux bombardier (*Galerita bicolor*) est montré ici.

Selon les espèces, les adultes et les larves consomment une grande variété de matériel végétal ou animal vivant ou mort. Les larves du coléoptère de juin (Scarabaeidae, *Phyllophaga* sp) se nourrissent des racines de plantes grasses et autres alors que les adultes mangent les feuilles des arbres et des arbustes. Beaucoup de staphylins, adultes et larves, sont prédateurs et ont pour proies d'autres insectes et d'autres invertébrés. Les larves sont particulièrement voraces. Les adultes et les larves exploitent différentes stratégies défensives comprenant le camouflage, le mimétisme, la toxicité et des moyens actifs. Les bombardiers (Figure 15.16) expulsent des produits chimiques de deux glandes abdominales. L'une émet de l'hydroquinone, l'autre du peroxyde d'hydrogène. Leur combinaison, après catalyse enzymatique, entraîne une violente réaction enzymatique, avec projection d'un liquide bouillant, nauséabond accompagné d'un bruit sourd. Ces émissions sont fatales pour les prédateurs atteints et causent des brûlures à la peau humaine.

Quelques scarabées sont nuisibles pour les cultures. Le scarabée de la pomme de terre du Colorado (le doryphore N. d. T.) (Chrysomelidae, *Leptinotarsa decemlineata*), peut effeuiller complètement les plants de pommes de terre, a causé des millions de dollars de dommages annuels aux États-Unis et en Europe et a acquis une certaine résistance aux produits mis en service pour contrôler son développement. Le charançon du coton (Curculionidae, *Anthonomus grandis*) a causé, aux cultivateurs de coton, des pertes chiffrées à plusieurs milliards de dollars. La présence des scarabées, toutefois, reste très avantageuse pour la plupart des écosystèmes. Ils accélèrent les processus de décomposition et sont prédateurs d'autres insectes et invertébrés. Les coccinelles, par exemple, sont des prédateurs de pucerons et protègent ainsi les jardins et les vergers.



**Video**
**Les bousiers**

***Ordre des Lépidoptères : Mites et Papillons*** Ce sont des insectes holométaboles dont on a décrit environ 180 000 espèces (*voir box Figure 15.1*). Leurs larves sont les chenilles, pourvues de pièces buccales masticatrices, de trois paires de vraies pattes et de plus de cinq paires de fausses pattes abdominales (prologues). Les chenilles consomment les tissus des végétaux et se nourrissent de façon constante. Les adultes ont habituellement des ailes couvertes d'écailles et des pièces buccales adaptées à la succion du nectar. La distinction entre « mite » et « papillon » est fondée sur des caractéristiques dont l'utilité taxonomique est limitée puisque certaines mites sont plus proches des papillons que d'autres mites. Les lépidoptères exploitent également de nombreuses stratégies de défense. Des substances chimiques ingérées et séquestrées dans les tissus au cours de la nutrition larvaire donnent aux larves et aux adultes un goût désagréable. Ce mode de défense est utilisé par le papillon monarque (Danaidae, *Danaus plexippus*) dont les larves ingèrent des substances des laiterons (plantes à lait) dont elles se nourrissent, substances qui protègent les adultes de la prédation des oiseaux. Le mimétisme, par lequel des espèces ressemblent à celles qui ont un goût désagréable, dissuadant ainsi les prédateurs, est une stratégie commune (*voir Figure 6.7*). Le camouflage des chenilles qui adoptent la coloration (coloration cryptique, *voir Chapitre* 6) des feuilles, dont elles se nourrissent ou des petits rameaux sur lesquels elles se déplacent, est également assez fréquent.

Les lépidoptères ont eu une grande influence sur la culture et l'économie humaines. Les mites et les papillons ont inspiré des millions de personnes, depuis les jeunes enfants qui donnent des « baisers de papillon » jusqu'aux plus sérieux photographes et peintres, collectionneurs et scientifiques. Ce sont aussi d'importants pollinisateurs qui ont contribué, à hauteur de millions de dollars, aux économies mondiales. Certains sont nuisibles. Le carpocapse (Tortricidae, *Cydia pomonella*) a été introduit en Europe. Les larves causent d'importants ravages aux pommes, poires, noix et autre fruit. La mite gitane ou spongieuse (Lymantriidae, *Lymantria dispar*) fut aussi introduite en Europe dans les années 1860 par un scientifique français qui s'intéressait à la production de soie par les larves de mites. Elle fut accidentellement relâchée et causa des ravages notoires dans les forêts de bois dur (spécialement les chênes).

***Ordre des Diptères : Les Mouches*** Ce sont des insectes holométaboles dont on a décrit environ 120 000 espèces (Figure 15.17). Ils sont présents dans tous les habitats imaginables jusqu'aux milieux extrêmes comme les sources thermales, les lacs salés, les mares des toundras et les flaques d'eau de mer de la zone intertidale.

Les mouches sont remarquables pour leurs capacités visuelles et leur agilité dans le vol. Les vraies mouches, contrairement aux autres insectes qui ont le terme « mouche » dans leur nom (exemples, mouches de mai, carex-mouches ou trichoptères et mouche dragon), ont une seule paire d'ailes, mésothoraciques. Le métathorax porte une paire de balanciers ou haltères qui dérivent d'ailes métathoraciques ancestrales et qui vibrent rapidement pendant le vol. Ils agissent comme des gyroscopes et procurent la stabilité (empêchent les tremblements) pendant le vol. De plus, les haltères modifient le mouvement des ailes en réponse à des informations visuelles et maintiennent la stabilité durant le changement de direction Les pièces buccales des adultes sont modifiées pour l'alimentation liquide. Les diptères absorbent comme des éponges, sucent ou lapent les fluides des plantes et des animaux. Selon les groupes, les larves ont des capsules céphaliques complètes ou partielles et un corps charnu ou, comme dans le cas des asticots, une tête réduite à une paire de crochets buccaux.

Les diptères occupent tous les niveaux trophiques. Ils comprennent des herbivores, des détritivores, des coprophages (qui se nourrissent d'excréments), des prédateurs et des parasites. Les prédateurs et les parasites d'autres insectes ainsi que les pollinisateurs



**FIGURE 15.17**

**Ordre des Diptères.** Plusieurs mouches sont d'importants insectes nuisibles pour l'horticulture. Cette mouche du melon (*bactrocera cucurbitae*) est un ravageur des pois, melons, concombres, potirons, courges, tomates et autres plantes hôtes. La mouche du melon fut introduite au Japon en 1895 à partir de Hawaii. Les dégâts sont causés par les femelles adultes qui déposent leurs œufs dans les parties végétatives de l'hôte et par les larves qui se nourrissent des tissus de la plante. La nutrition larvaire entraîne souvent des infections bactériennes ou fungiques qui conduisent au pourrissement du fruit. Des règles de mise en quarantaine contrôlent le déplacement des fruits et des végétaux d'aires où la mouche a sévi vers d'autres régions.



**FIGURE 15.18**

**Ordre des Hyménoptères.** Les guêpes de la famille des Ichneumonides sont parasites d'autres insectes. Cette guêpe (*Rhyssa persuasoria*) utilise ses antennes pour localiser la larve de sa proie, dans le cas présent une guêpe de bois, à l'intérieur d'un tronc de sapin. Elle utilise son ovipositeur pour perforer la bûche et déposer les œufs sur ou près de la larve. La larve issue de l'éclosion d'un œuf pénètre dans la larve hôte de laquelle elle se nourrit et éventuellement entre en pupaison. La larve de guêpe, qui tue généralement son hôte, est considérée comme un parasitoïde.

des plantes ont un rôle bénéfique. D'autres transmettent (sont les vecteurs) quelques-unes des pathologies humaines les plus dévastatrices comme la malaria (*voir Figure 8.15*, la fièvre jaune, l'encéphalite, la trypanosomiase (*voir Figure 8.8*), la filariose (*voir Figures 13.14 et 13.15*), et beaucoup d'autres. Les moustiques et les pathologies qu'ils transmettent ont causé plus de misère à l'homme que n'importe quel autre groupe d'organismes. La malaria a provoqué la défaite des barbares envahisseurs de Rome. Plus tard, elle a stoppé l'invasion Romaine en Ecosse. La fièvre jaune, également transmise par un moustique, a arrêté le travail des Français sur le canal de Panama et a permis aux États-Unis de reprendre la tâche. Le développement de médicaments contre la malaria par les Alliés au cours de la Deuxième Guerre mondiale leur a donné l'avantage sur les Japonais dans le Sud Pacifique. Ces exemples et beaucoup d'autres montrent que, plus qu'aucun ordre d'animaux, les diptères ont influencé de façon majeure l'histoire de l'homme.

### *Ordre des Hyménoptères : Fourmis, Abeilles et Guêpes*

(N. d. T. les guêpes sont tous les hyménoptères autres que les abeilles et les fourmis). Les hyménoptères sont des insectes holométaboles qui comprennent environ 115 000 espèces décrites. Ils sont présents dans tous les continents sauf l'Antarctique. Ils sont caractérisés par deux paires d'ailes membraneuses couplées par des hamules ayant la forme de crochets. Les pièces buccales sont modifiées pour le léchage et le pompage du nectar des fleurs, mais les mandibules demeurent fonctionnelles et masticatrices. Le segment métathoracique est réduit et fusionne avec le premier segment abdominal. Chez quelques guêpes (mouches à scie ou symphytes et apparentés) la jonction entre le métathorax et l'abdomen est large, mais la plupart des hyménoptères ont un second segment abdominal étroit comme serré à la ceinture. Chez les mâles, l'extrémité postérieure de l'abdomen porte des génitalia complexes. Chez les femelles, elle est munie d'un ovipositeur qui peut être transformé pour percer ou scier les tissus des plantes de manière à déposer les œufs ou pour piquer. Les larves de symphytes et proches ressemblent à des chenilles, mais la plupart des hyménoptères ont des larves qui ressemblent à des asticots.

Les membres les plus primitifs de cet ordre sont les symphytes, les syrex (guêpes de bois) et apparentés. Les symphytes utilisent leur ovipositeur en forme de scie pour couper les tissus végétaux et déposer les œufs. Ils causent des dommages sérieux aux forêts et aux plantes cultivées, le blé notamment. Les abeilles (Apidae) sont d'autres hyménoptères dont la structure, les fonctions, l'organisation sociale et l'importance économique ont été décrites précédemment (*voir Figure 15.15*). L'ordre comprend également les guêpes, les frelons et les vestes jaunes (Vespidae) (N. d. T. variété de guêpes ; pour les francophones, les guêpes au sens strict dont l'abdomen est strié de bandes jaunes et noires). Les guêpes parasites (Braconidae et Ichneumonidae) déposent leurs œufs sur les larves d'autres insectes (généralement larves de coléoptères, de lépidoptères ou de diptères (*voir Figure 15.18*). Les fourmis (Formicidae) sont de partout et occupent chaque masse de terre. Ce sont des insectes qui vivent en sociétés. Leur système social avec castes est tout aussi complexe que celui des abeilles précédemment décrit. La plupart des quelque 12 000 espèces décrites sont tropicales. E. O. Wilson, éminent naturaliste, biologiste de l'évolution et biologiste des fourmis estime que

la biomasse des fourmis de la forêt humide Amazonienne est égale à quatre fois celle des vertébrés de cette région.

### Synthèse de la section 15.3

Le sous-phylum des Hexapodes comprend les animaux dont le corps est divisé en trois tagmes et qui ont cinq paires d'appendices céphaliques et trois paires de pattes portées par le thorax. Les insectes ont des pièces buccales qui se projettent hors de la tête. Les systèmes internes du corps et les comportements sont adaptés à d'innombrables modes de vie dans pratiquement tous les habitats terrestres. L'organisation sociale des insectes est fondée sur la spécialisation de groupes d'individus ou castes, qui assurent des fonctions distinctes au sein de la communauté. Les membres des 30 ordres d'insectes interagissent avec toutes les autres formes de vie, y compris l'homme et représentent ainsi l'un des plus importants groupes d'animaux.

***En quoi votre vie différerait-elle au bout d'un an si tous les insectes disparaissaient aujourd'hui de terre ?***

## 15.4 Considérations phylogénétiques supplémentaires

### Compétences à acquérir

1. Dire ce qui est connu sur l'origine et l'évolution précoce des insectes.
2. Expliquer les relations évolutives entre les sous-phyla d'arthropodes.

Le fossile d'insecte le plus ancien, *Rhyniognatha hirsti*, date du Dévonien et d'environ 400 millions d'années. Cet insecte avait une structure mandibulaire (avec deux condyles ou points d'articulation et non un) similaire à celle des insectes volants primitifs, mais il est impossible de dire s'il était ou non pourvu d'ailes. La présence de mandibules dicondyliques laisse supposer que les insectes sont apparus plus tôt, pendant la période Silurienne, à 430 millions d'années ou plus. Le registre des fossiles d'insectes est maigre jusqu'à 330 millions d'années, date à laquelle une grande diversité de fossiles d'insectes volants est représentée. Les insectes plus récents, membres des Hyménoptères, Lépidoptères, Diptères et Coléoptères ont co-évolué avec les plantes à fleurs durant le Jurassique et le Crétacé entre 200 et 100 millions d'années. Les deux tiers des plantes à fleurs sont pollinisés par les insectes. Une question intrigante concernant l'évolution des insectes est de comprendre pourquoi, un groupe qui a connu un tel succès sur terre, est représenté par si peu d'espèces dans les écosystèmes marins. (Il y a seulement près de 300 espèces, membres des Hémiptères, des Coléoptères et des Diptères, qui vivent associées aux écosystèmes marins. La plupart d'entre elles sont intertidales). Plusieurs hypothèses ont essayé d'expliquer ce constat : incapacité à s'adapter à la salinité élevée, rareté des plantes à fleurs ; incapacité à entrer en compétition avec les crustacés qui ont une longue histoire évolutive dans les océans. Actuellement, il n'y a pas de consensus pour telle ou telle hypothèse ou pour d'autres.

Les arthropodes forment, avec les phyla étroitement apparentés des Onychophores et des Tardigrades, le groupe monophylétique des Panarthropodes (Aperçus évolutifs, p. 281). Récemment, des données de biologie du développement, de biologie moléculaire et de nouvelles études paléontologiques ont entraîné une remise en question de ces relations. Cette révision en est à ses débuts et toute représentation des relations entre arthropodes, telle que celle de la Figure 15.19, reste hautement spéculative. Quelques-uns des points majeurs qui émergent sont discutés dans les paragraphes qui suivent.

Les arthropodes furent certains des animaux à évoluer le plus précocement. Ils sont représentés dans les fossiles de la faune d'Ediacara (*voir Chapitre 7*), et, en conséquence, datent des temps Précambriens à environ 600 millions d'années. De façon intéressante, ces premiers fossiles ne sont pas des trilobites, mais sont similaires à des crustacés. Cette observation, associée à des données de biologie moléculaire, a conduit les zoologistes à rejeter la première affirmation selon laquelle les premiers arthropodes étaient les trilobites. On considère maintenant que d'anciens crustacés, des protocrustacés, ont formé le groupe souche à partir duquel tous les autres arthropodes ont évolué.

Les trilobites sont apparus au début du Cambrien et furent probablement la première lignée importante à diverger des crustacés ancestraux. Ils furent les arthropodes les plus abondants jusqu'à leur extinction à la limite du Permien et du Trias, il y a 240 millions d'années.

Les Chélicérates étaient communs pendant la période Ordovicienne, il y a 500 millions d'années environ et, au Silurien (environ 450 millions d'années), devinrent les premiers ou parmi les premiers animaux terrestres.

Les Myriapodes constituent le lignage suivant apparu dans les séries de fossiles. Même si tous les myriapodes actuels sont terrestres, les premiers étaient des animaux marins. Les myriapodes terrestres, millipèdes et centipèdes, se joignirent rapidement aux chélicérates durant le Silurien.

Le phylum des Hexapodes est le dernier lignage à apparaître. Les collemboles et les archaeognathes sont présents dans les registres fossiles du Dévonien et datent d'environ 400 millions d'années. L'apparition des plantes à fleurs il y a environ 130 millions d'années et l'évolution du vol ont probablement été à l'origine de la diversification très rapide des insectes durant le Crétacé.

Les recherches récentes proposent de nouvelles idées sur les relations entre les Myriapodes et les Hexapodes. Certains caractères partagés comme le système trachéen, les pattes uniramées et les tubules de Malpighi ont permis de supposer une étroite parenté entre ces taxa. De nouveaux arguments fournis par des investigations moléculaires, ontogéniques et morphologiques suggèrent que les Hexapodes sont plus proches des Crustacés que des Myriapodes. Par exemple, le gène Hox Distal-less (*voir p. 71*) initie, à la fois, le développement des appendices uniramés des hexapodes et des appendices biramés des crustacés. Des changements évolutifs dans les gènes associés à Distal-less peuvent expliquer les différences observées dans la morphologie du membre. Ainsi le caractère uniramé des pattes des myriapodes et des hexapodes résulte-t-il probablement d'une convergence évolutive alors que la voie commune de développement des appendices d'hexapodes et de crustacés indique une origine ancestrale commune. De plus des caractères partagés entre crustacés et hexapodes comme les yeux composés par exemple peuvent être homologues. Le lignage hexapode/crustacé est souvent désigné comme clade des pancrustacés.

Les lignages de crustacés modernes ont émergé à des temps différents à partir de la souche ancestrale. Dans la Figure 15.19 ces lignages ne sont pas désignés en raison de la nature spéculative de l'arbre. De toutes ces études, il ressort que les Arthropodes

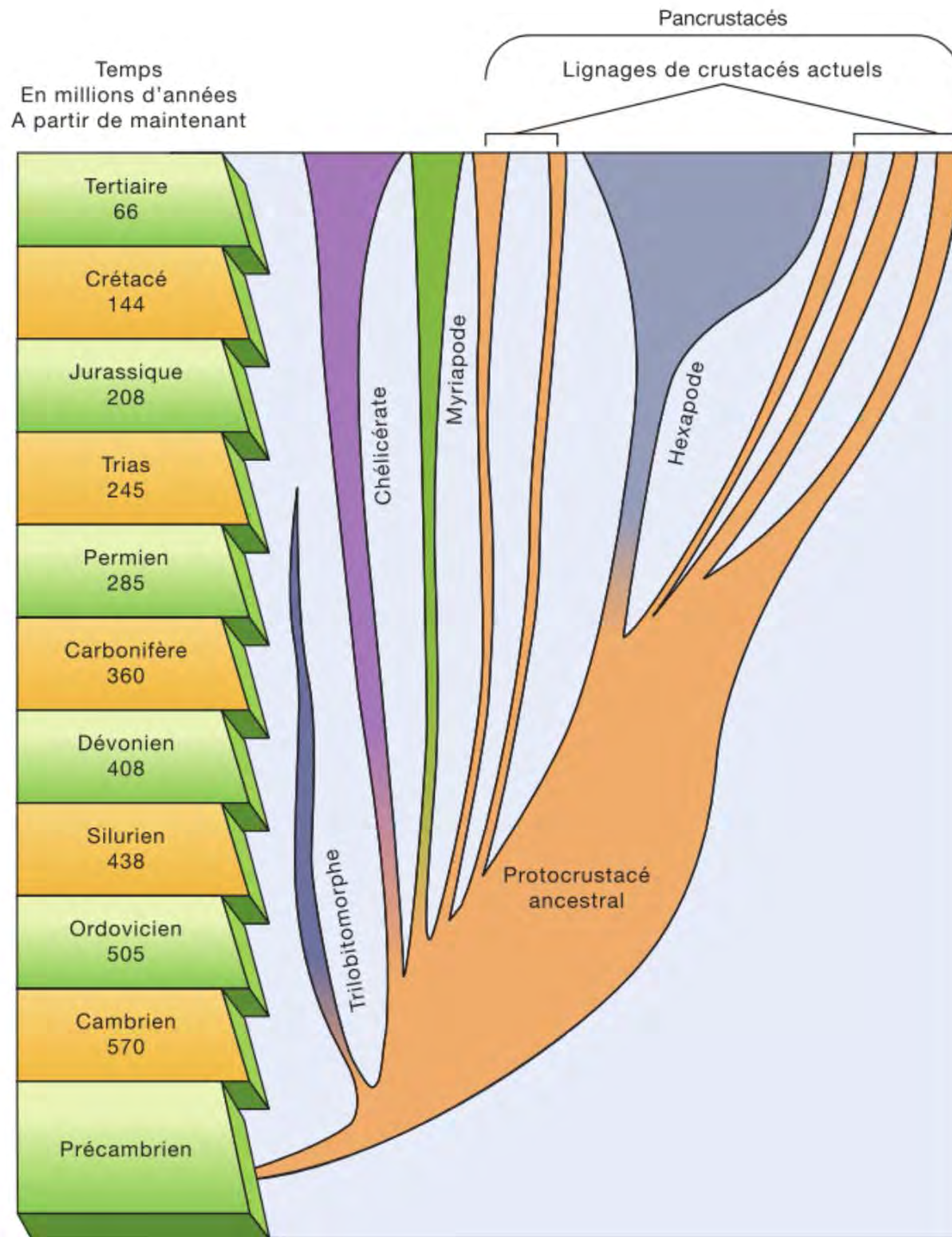



**FIGURE 15.19**

**Une interprétation hautement spéculative de la phylogénie des Arthropodes.** Des recherches récentes suggèrent que les anciens crustacés sont les ancêtres de tous les arthropodes. Les crustacés forment un groupe paraphylétique avec les crustacés modernes divergeant du stock ancestral à différents points. Les hexapodes et les crustacés sont souvent groupés dans le clade des pancrustacés. Les trilobites constituent le premier lignage non crustacéen qui diverge des crustacés anciens. Les appendices uniramés, les tubules de Malpighi, et les systèmes trachéens des myriapodes et des hexapodes sont probablement convergents et ces groupes sont représentés comme ayant des ancêtres séparés.

constituent un groupe monophylétique, qu'ils font partie des animaux les plus anciens et que les crustacés ancestraux ont été à l'origine de tous les arthropodes actuels. Le sous-phylum des Crustacés est donc paraphylétique.

## Synthèse de la section 15.4

Les insectes ont émergé il y a plus de 400 millions d'années durant le Silurien. La coévolution avec les plantes à fleurs entre 200 et 100 millions d'années a été à l'origine de la grande diversité d'insectes observée aujourd'hui. Les Arthropodes constituent un groupe monophylétique. Les protocrustacés forment la base du lignage arthropodien. Les crustacés modernes comprennent probablement de nombreux lignages, incluant les Myriapodes et les Hexapodes. Le groupe des Crustacés, en conséquence, est paraphylétique.

***Comment la taxonomie des Arthropodes sera-t-elle présentée dans les futures éditions de cet ouvrage ?***

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

### Les plus étroitement apparentés aux arthropodes

Les membres du phylum des Onychophores sont connus sous le nom de vers de velours ou vers qui marchent. Ils comprennent environ 110 espèces qui mènent une vie libre. Les formes actuelles sont terrestres et trouvées dans les régions humides tropicales et subtropicales. Plusieurs fossiles bien connus ont été découverts dans des gisements marins, notamment les Schistes de Burgess datant de 530 millions d'années (*voir Chapitre 7 Aperçus évolutifs*). Ces animaux sont nocturnes et rampent en utilisant leurs pattes non articulées (Figure 15.3). La plupart des espèces sont prédatrices et se nourrissent de petits invertébrés. Les onychophores sécrètent deux filets de mucus adhésif de plus de 30 cm émis par des papilles orales. Le mucus empêtre la proie. Des sécrétions salivaires, déversées sur la proie par les mandibules, assurent une prédigestion partielle de ses tissus. Le repas prédigéré est ensuite absorbé par la bouche. Les sexes sont séparés, la fécondation est interne et le développement est ovipare ou vivipare.

Les membres du phylum des Tardigrades sont surnommés les oursons d'eau en raison de leur aspect « d'ours en peluche » et la façon dont ils avancent, à pas pesants, dans la végétation aquatique (box Figure 15.4). Ils vivent dans les aires marines intertidales, dans les détritus des eaux douces et dans le film aqueux qui recouvre les lichens, les hépatiques et les mousses. On connaît environ 800 espèces de tardigrades. Ils se nourrissent des fluides des plantes et des animaux en perforant les cellules par leur paire de stylets oraux. Les tardigrades peuvent entrer en cryptobiose, période où toute activité est suspendue. Cette capacité offre une chance de survie à ces animaux qui vivent dans des habitats dont les conditions peuvent brusquement changer. Un tardigrade qui commence à se déshydrater et se dessécher se contracte et adopte une forme dans laquelle les organes et les tissus sont agencés de façon ordonnée de manière à minimiser les dommages mécaniques que la dessiccation peut entraîner. Les évènements inverses se déroulent lors de la réhydratation. La répétition des périodes de cryptobiose peut augmenter la durée de vie de un an à 60 voire 70 ans.



**FIGURE 15.4 Phylum des Tardigrades.** Le tardigrade *Macrobiotus tonolli* (MEB × 1080).



**FIGURE 15.3 Phylum des Onychophores.** *Peripatus*.

Les Onychophores et les Tardigrades sont des ecdysozoaires. Ils partagent avec les Arthropodes plusieurs caractéristiques : organisation métamérique de type similaire, appendices pairs disposés métamériquement, cuticule renouvelée par mue (ecdysis), présence d'un hémocœle. Des arguments moléculaires sont aussi en faveur du regroupement de ces trois phyla dans un taxon monophylétique. Celui-ci est parfois appelé Panarthropode. Les Tardigrades sont considérés comme plus étroitement apparentés aux arthropodes que ne le sont les Onychophores en raison de la présence de pattes faiblement segmentées. (Le type d'appareil excréteur est un autre caractère qui peut être pris en considération. Ce sont des métanéphridies, comme chez les annélides et non des tubes de Malpighi N. d. T.).

## RÉSUMÉ


**15.1 Perspective évolutive**

Durant le Dévonien, les insectes ont commencé à exploiter les environnements terrestres. Le vol, l'exosquelette et la métamorphose sont probablement les clefs du succès des insectes.

**15.2 Sous-phylum des Myriapodes**

Le sous-phylum des Myriapodes comprend quatre classes d'arthropodes. Les membres de la classe des Diplopodes (les millipèdes) sont caractérisés par des segments apparents porteurs de deux paires de pattes. Les membres de la classe des Chilopodes (les centipèdes) ont une paire de pattes sur chacun de leurs 15 segments et un corps aplati. Les Pauropodes

ont un corps mou et se nourrissent de champignons et de la matière organique en décomposition de la litière forestière. Les membres de la classe des Symphyles ressemblent à des centipèdes, vivent dans le sol et les moisissures des feuilles et se nourrissent de la végétation en décomposition.

**15.3 Sous-phylum des Hexapodes**

Les animaux de ce sous-phylum sont caractérisés par un corps divisé en trois tagmes, la présence de cinq paires d'appendices céphaliques et de trois paires de pattes. Les Hexapodes se répartissent en deux classes, les Entognathes et les Insectes.

Le vol de l'insecte se réalise selon un mécanisme qui peut être direct (synchrone) ou indirect (asynchrone).

Les pièces buccales des insectes sont adaptées pour la mastication, la perforation et/ou la succion et le tube digestif est modifié pour assurer pompage, stockage, digestion et conservation de l'eau.

Chez les insectes, les échanges gazeux sont assurés par un système trachéen.

Le système nerveux de l'insecte est similaire à celui des autres arthropodes. Les structures sensorielles sont représentées par les organes tympaniques, les yeux composés et les ocelles.

Les tubules de Malpighi transportent l'acide urique vers le tube digestif. La conversion des déchets azotés en acide urique conserve l'eau, mais est énergétiquement coûteuse.

Les hormones régulent plusieurs fonctions, notamment l'ecdysis ou mue et la métamorphose. Les phéromones sont des substances chimiques émises par un individu qui modifie le comportement d'un autre membre de la même espèce.

Les adaptations de l'insecte à la reproduction sur terre comprennent la résistance des œufs, la présence de génitalia externes, et des mécanismes comportementaux qui assurent l'accouplement des partenaires aux moments appropriés.

Les insectes amétaboles ont un développement direct, sans métamorphose. La métamorphose des autres insectes peut être hémimétabole ou holométabole. Des sécrétions neuroendocrines et endocrines contrôlent la métamorphose.

Les insectes manifestent des comportements à la fois innés et appris.

Beaucoup d'insectes sont bénéfiques pour l'homme et quelques-uns sont parasites et/ou vecteurs de maladies pour les hommes ou les produits de l'agriculture. D'autres attaquent les plantes cultivées et les produits stockés.

**15.4 Considérations phylogénétiques supplémentaires**

De nouvelles recherches conduisent à une révision de la phylogénie des arthropodes. Les arthropodes sont considérés comme monophylétiques et des crustacés ancestraux seraient à la base de toutes les lignées d'arthropodes. Les Crustacés forment un groupe paraphylétique.

## Questions de révision sur les concepts

1. Les centipèdes sont membres du sous-phylum des ___________ _______________ et de la classe des
   a. Myriapodes ; Diplopodes
   b. Hexapodes ; Chilopodes
   c. Myriapodes, Chilopodes
   d. Chélicérates ; Diplopodes
2. Le sous-phylum dont les membres sont caractérisés par un corps divisé en trois tagmes, la présence de cinq paires d'appendices céphaliques et de trois paires de pattes sur le thorax est celui des
   a. Myriapodes.
   b. Chélicérates.
   c. Crustacés.
   d. Hexapodes.
3. Les ailes des insectes ne sont jamais présentes sur le
   a. prothorax.
   b. mésothorax.
   c. prothorax et mésothorax.
   d. métathorax.
4. Les muscles du vol interviennent en changeant la forme du thorax d'un insecte et en accomplissant à la fois les coups d'aile vers le haut et vers le bas dans le mécanisme _______________ de vol.
   a. direct
   b. synchrone
   c. indirect
   d. labial
5. Le développement d'un insecte qui implique un nombre déterminé et spécifique de mues entre l'œuf et l'adulte, l'extériorisation des ailes (lorsqu'elles sont présentes) et des stades immatures ou nymphes qui ressemblent aux adultes est appelé
   a. amétabole.
   b. métamorphose hémimétabole.
   c. métamorphose holométabole.
   d. métamorphose complète.

## Questions d'analyse et d'application

1. Quels problèmes sont associés à la vie et à la reproduction dans les environnements terrestres ? Expliquez comment les insectes les ont surmontés.
2. Établissez une liste de tous les exemples que vous pouvez trouver sur les façons dont les insectes communiquent entre eux. Dans chaque cas, précisez la forme et le but de la communication.
3. De quelle façon la métamorphose holométabole réduit-elle la compétition entre les stades immatures et adultes ? Donnez des exemples spécifiques.
4. Quel rôle chaque stade joue-t-il dans la vie des insectes holométaboles ?



# 16

# Les échinodermes

## 16.1 Perspective évolutive

### Compétences à acquérir

1. Décrire les caractéristiques des membres du phylum des Échinodermes.
2. Comparer les relations évolutives entre les étoiles de mer et les mammifères et entre les étoiles de mer et les crustacés.

Si vous aviez la possibilité de visiter les mers Paléozoiques datant de 400 millions d'années, vous trouveriez les représentants de pratiquement chacun des phyla étudiés dans les huit premiers chapitres de cet ouvrage. Vous observeriez, en plus, beaucoup de membres du phylum des Échinodermes (Gr. *echinos*, épine + *derma*, peau + *ata*, porter). Beaucoup d'échinodermes ancestraux étaient fixés au substrat et étaient des suspensivores – un caractère retrouvé chez une seule classe d'échinodermes modernes (Figure 16.1). Les étoiles de mer, les oursins, les dollars du sable et les concombres de mer sont les représentants actuels, relativement communs, de ce phylum. En termes de nombre d'espèces, ce phylum paraît en déclin. Les séries fossiles indiquent que 12 à 18 classes d'échinodermes sont maintenant éteintes. Cela ne signifie pas, pour autant, que les formes vivantes aient une importance mineure. Les membres des trois classes d'échinodermes ont prospéré et représentent une composante majeure des écosystèmes marins (Tableau 6.1).

Les caractéristiques du phylum des échinodermes sont les suivantes :

1. Endosquelette calcaire sous la forme d'ossicules d'origine mésodermique
2. Adultes à symétrie pentaradiaire et larves à symétrie bilatérale
3. Système aquifère composé de canaux remplis d'eau et assurant les fonctions de locomotion, fixation et/ou nutrition
4. Tractus digestif complet qui peut être secondairement réduit
5. Système hémal dérivé des cavités cœlomiques
6. Système nerveux comprenant un réseau nerveux, un anneau nerveux et des nerfs radiaux

### Relations avec les autres phyla

La plupart des zoologistes pensent que les échinodermes ont un ancêtre commun avec les hémichordés et les chordés parce qu'ils partagent les caractéristiques des deutérostomiens (*voir Figure 7.13*) : un anus qui se développe dans la région du blastopore, un cœlome qui se forme à partir de poches issues du bourgeonnent du tube digestif embryonnaire (les chordés vertébrés sont l'exception), et un clivage de l'œuf radial et indéterminé. Malheureusement, aucun fossile connu ne correspond à un ancêtre commun de ces phyla ou démontre comment le lignage deutérostomien a pu dériver de souches ancestrales diplo- ou triploblastiques (*voir Figure 16.1*).

## Plan du chapitre

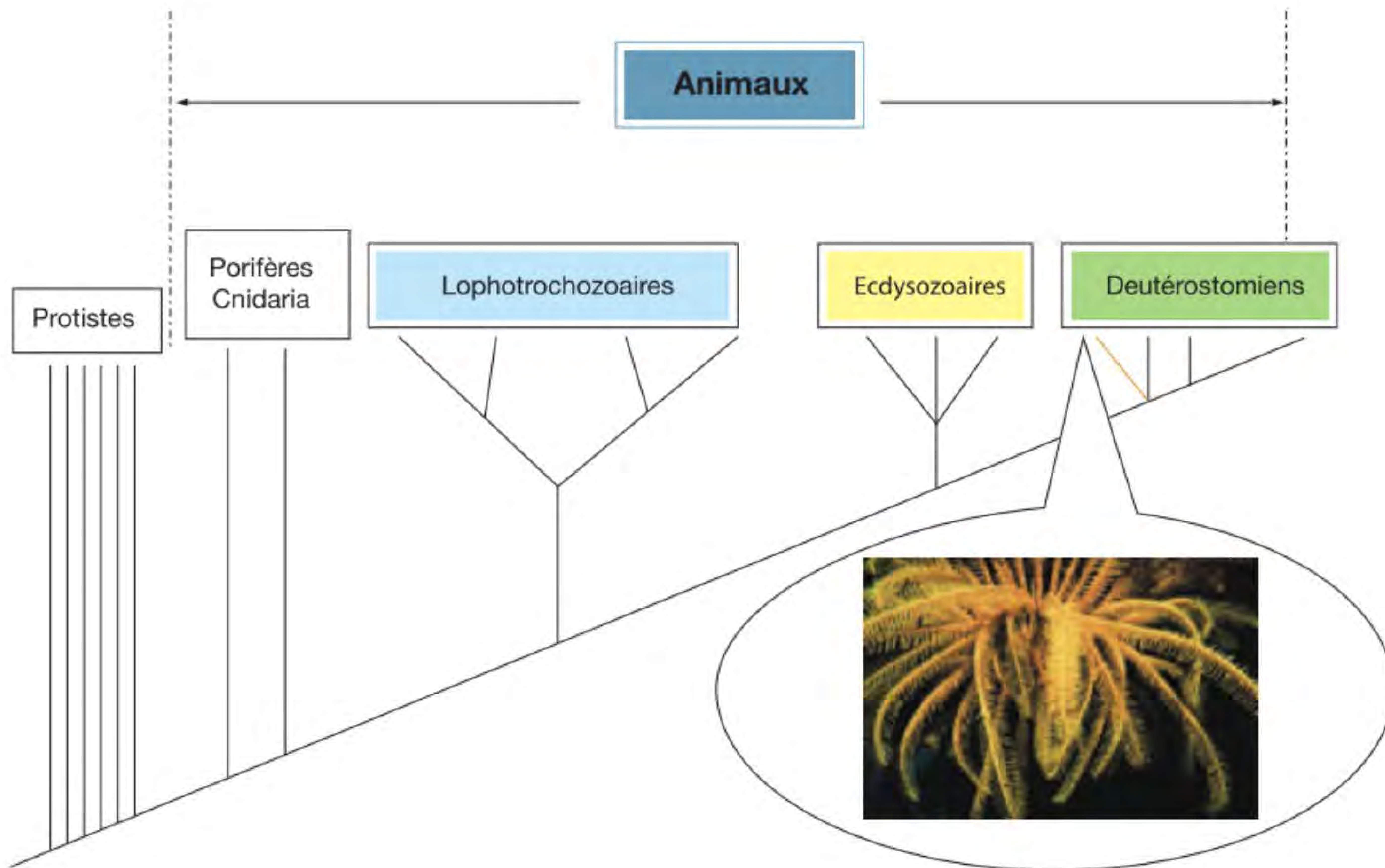



**FIGURE 16.1**

**Relations évolutives des Échinodermes avec les autres animaux.** La figure propose une interprétation des relations entre les Échinodermes et les autres membres du règne animal (*voir intérieur de la page de couverture*). Les relations établies s'appuient sur des données de la biologie du développement et de la biologie moléculaire. Les Échinodermes sont placés parmi les Deutérostomiens à côté des Chordés, des Hémichordés et d'autres. L'étoile de plumes (*Comanthina schlegeli*) utilise ses bras très ramifiés pour filtrer la nourriture en suspension. Bien que cela reflète probablement le rôle initial joué par les appendices d'Échinodermes, la plupart des Échinodermes actuels utilisent les bras pour la locomotion, la capture des proies, et pour fouiller le substrat à la recherche de la nourriture. Les étoiles plumeuses peuvent se détacher du substrat et se servir de leurs bras pour nager ou ramper.

Bien que les échinodermes adultes aient une symétrie radiaire, beaucoup pensent qu'ils dérivent d'ancêtres bilatériens. Deux arguments sont en faveur de ce point de vue : la symétrie bilatérale de leurs stades larvaires et les formes éteintes qui n'étaient pas à symétrie radiaire. Certains zoologistes font référence à un fossile Précambrien énigmatique, *Arkarua*, qui pourrait être un échinoderme. Si l'identification est correcte, il devient le fossile d'échinoderme connu le plus ancien. Il a la forme d'un disque et, de façon évidente, a une symétrie pentaradiaire. La présence d'éléments d'un système aquifère et d'un squelette de carbonate de calcium, structures distinctives des échinodermes, n'est pas prouvée. Ce sont des structures internes qui peuvent ne pas avoir été préservées dans les lits fossilifères.

### Synthèse de la section 16.1

Les échinodermes adultes ont une symétrie pentaradiaire. Ils possèdent un endosquelette calcaire et un système aquifère. Ce sont des deutérostomiens distants des hémichordés et des chordés.

***Quels problèmes doivent être résolus avant que les zoologistes puissent conclure définitivement sur l'évolution de la symétrie chez les échinodermes ?***

## 16.2 Caractéristiques des échinodermes

### Compétences à acquérir

1. Faire une hypothèse sur l'origine de la symétrie pentaradiaire dans le lignage deutérostomien, qui avait des ancêtres bilatériens.
2. Comparer les fonctions exercées par le système aquifère avec des fonctions similaires des Arthropodes.

Les quelque 7 000 espèces d'échinodermes vivants sont exclusivement marines et sont présentes à toutes les profondeurs de tous les océans. Les adultes ont une symétrie radiaire qualifiée de **pentaradiaire**, dans laquelle les parties du corps sont agencées par cinq ou un multiple de cinq autour d'un axe oral-aboral (Figure 16.2*a*). La symétrie radiaire est un caractère adaptatif pour les animaux sédentaires ou qui se déplacent lentement, car elle répartit les structures sensorielles, celles impliquées dans la nutrition et d'autres, de façon uniforme sur tout le pourtour du corps. Quelques échinodermes actuels, assez vagiles, ont acquis toutefois secondairement une symétrie bilatérale.

## TABLEAU 16.1
### Classification du phylum des Échinodermes

**Phylum des Échinodermes**
Phylum des animaux triploblastiques, coelomates dont les membres ont une symétrie pentaradiaire à l'état adulte et possèdent un système aquifère (vasculaire aquifère) et un endosquelette recouvert par l'épiderme. Pédicellaires souvent présents.

**Classe des Crinoïdes**
Espèces libres ou attachées par un pédoncule aboral d'ossicules ; groupe florissant à l'ère Paléozoïque. Lys de mer, étoiles plumeuses. Environ 230 espèces actuelles.

**Classe des Astérides**
Bras qui ne se détachent pas nettement du disque central ; sillons ambulacraires avec pieds tubulaires ou podies ou pieds ambulacraires ; disques de succion ou ventouses sur les pieds ; pédicellaires présents. Étoiles de mer. Environ 1 500 espèces.

**Classe des Ophiurides**
Bras qui se détachent nettement du disque central ; podies sans ventouse. Ophiures (Étoiles cassantes). Plus de 2 000 espèces.

**Classe des Echinides**
Globulaires ou en forme de disques ; pas de bras ; piquants mobiles ; squelette (test) fait de plaques étroitement ajustées. Oursins, dollars du sable. Environ 1 000 espèces.

**Classe des Holothurides**
Pas de bras ; allongés selon l'axe oral-aboral ; ossicules microscopiques intégrés dans la paroi musculaire du corps ; tentacules circumoraux. Concombres de mer. Environ 1 500 espèces.

Cette liste correspond à une séquence phylogénétique ; toutefois, la discussion qui suit débute par les échinodermes qui sont les plus familiers aux étudiants.

Le squelette de l'échinoderme est formé de séries de plaques de carbonate de calcium appelées ossicules. Ces plaques dérivent du mésoderme, sont positionnées dans le tissu conjonctif et sont recouvertes par la couche épidermique. Le squelette est exposé dans les régions du corps où l'épiderme est abrasé. Le squelette est fréquemment modifié et porte des piquants fixes ou articulés qui font saillie sur la surface du corps.

L'organisation du squelette est responsable de la forme pentaradiaire du corps. Les joints entre deux plaques sont des points faibles du squelette (Figure 16.2*b*). N'ayant pas de points faibles directement opposés le squelette est plus solide que si les joints étaient arrangés de façon opposée les uns par rapport aux autres.

Le **système aquifère** des échinodermes est composé de séries de canaux remplis d'eau qui se terminent dans des pieds tubulaires (N. d. T. pieds ambulacraires ou podias ou podies). C'est, embryologiquement, un dérivé cœlomique dont la face interne est ciliée. Le système comprend un canal annulaire qui entoure la bouche (Figure 16.3). Généralement, le canal annulaire s'ouvre à l'extérieur ou dans la cavité du corps via le canal du sable et le madréporite. Chez les anémones de mer, le madréporite est une plaque criblée (plaque madréporique), chez les autres, c'est un simple orifice. Le madréporite assure le renouvellement de l'eau perdue dans le système et peut aider à égaliser les différences de pression entre l'intérieur du système aquifère et l'extérieur. Les corps de Tiedemann sont des gonflements associés au canal annulaire. Ce serait des sites de production de cellules phagocytaires ou cœlomocytes dont les fonctions sont décrites plus loin dans le chapitre. Les vésicules de


(a)

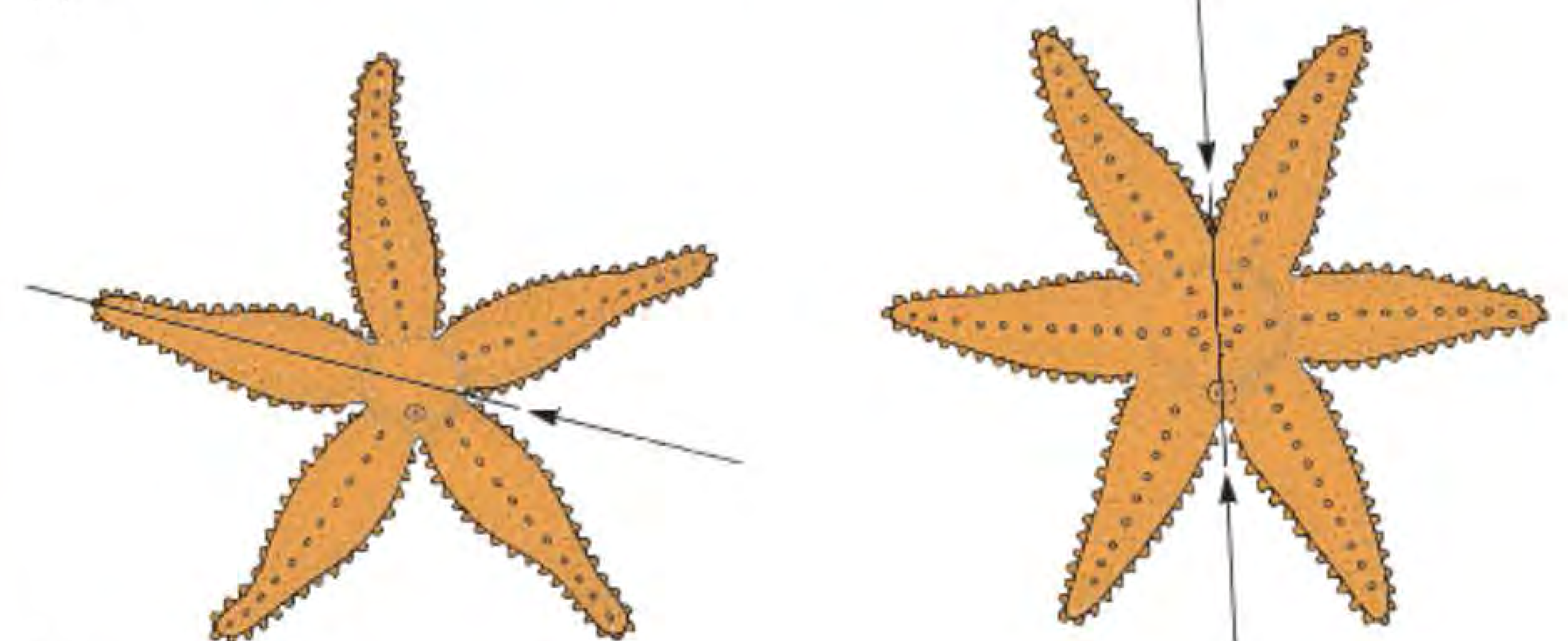

(b)

**FIGURE 16.2**

**Symétrie pentaradiaire.** (*a*) Les Échinodermes présentent une symétrie pentaradiaire, dans laquelle les parties du corps sont arrangées selon cinq rayons autour d'un axe oral-aboral. Noter la plaque madréporique entre les bases des deux bras de l'étoile de mer située à gauche et les pieds ambulacraires de l'étoile à droite vue par sa face orale. (*b*) Comparaison entre des Échinodermes hypothétiques penta et hexaradiaires. L'organisation pentaradiaire est avantageuse car les jonctions entre les ossicules squelettiques ne sont jamais directement opposées les unes aux autres comme elles pourraient l'être avec un nombre plus élevé de parties. Avoir des joints en ligne sur des côtés opposés du corps (flèches) pourrait rendre le squelette plus fragile.

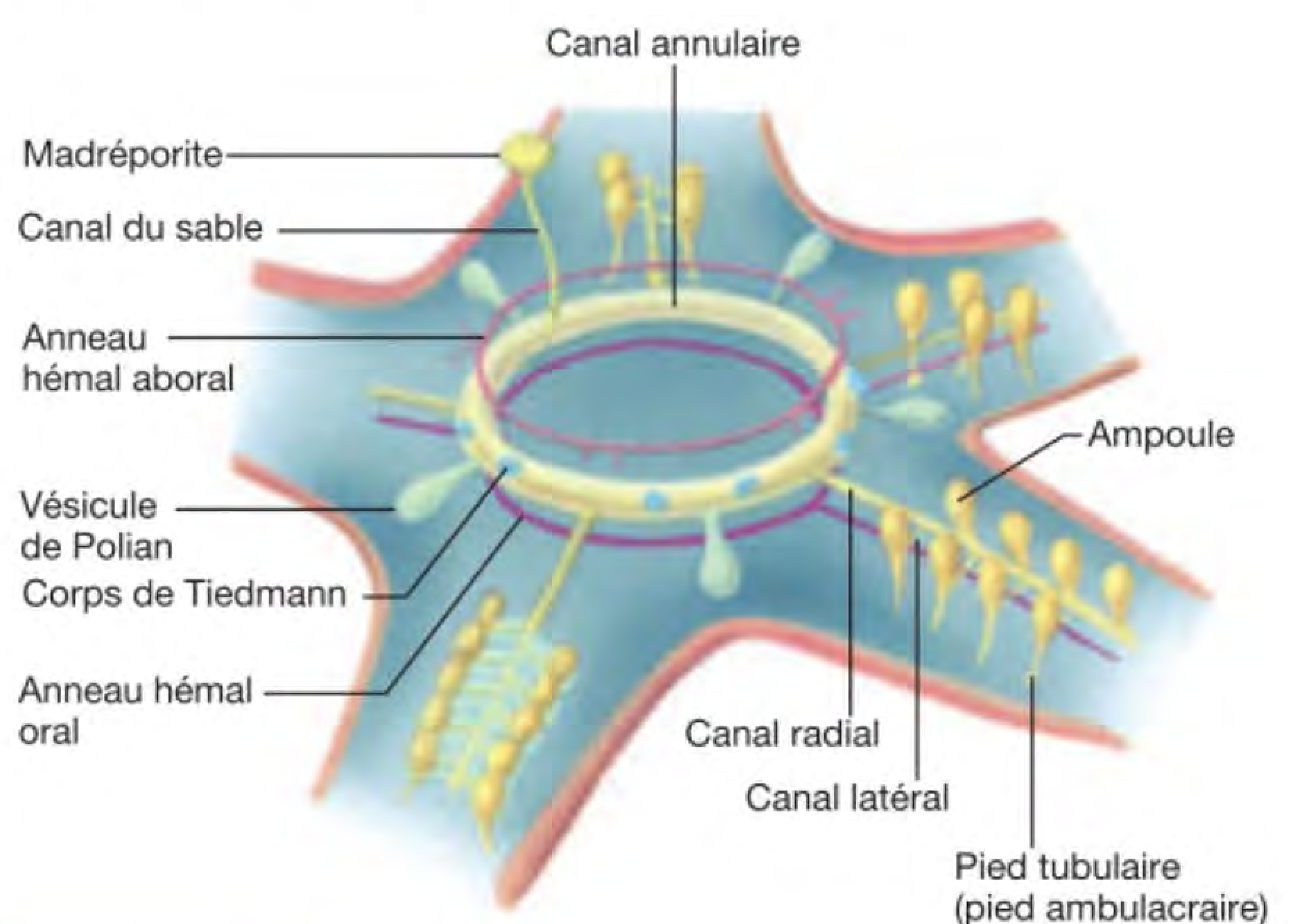



**FIGURE 16.3**

**Système aquifère de l'Étoile de Mer.** Du canal annulaire émergent les canaux radiaires qui se prolongent dans chaque bras. Il s'ouvre à l'extérieur ou dans la cavité corporelle par le canal du sable qui se termine au niveau du madréporite sur la face aborale. Des vésicules de Polian et des corps de Tiedemann sont souvent associés au canal annulaire.

Polian sont des sacs reliés au canal annulaire et seraient des zones de stockage ou réserves d'eau pour le système aquifère.

Cinq (ou un multiple de cinq) canaux radiaires émergent du canal annulaire. Les canaux radiaires sont inclus dans les bras des échinodermes qui ont la forme d'étoiles. Chez les autres échinodermes, ils peuvent être associés à la paroi du corps et s'incurvent vers le pôle aboral. Plusieurs canaux latéraux se branchent sur les canaux radiaires et se terminent dans les pieds tubulaires.

Les pieds tubulaires (tubes pédieux ou pieds ambulacaires ou podias) sont des extensions du système des canaux et émergent généralement d'orifices des ossicules squelettiques (*voir Figure 16.2a*). Intérieurement, ils donnent dans une vésicule en forme de bulbe, l'ampoule musculaire. En se contractant, l'ampoule propulse l'eau dans le pied qui s'allonge. Des valves empêchent le retour de l'eau du pied vers le canal latéral. Souvent le pied se termine par une ventouse. Quand le pied s'étend et prend contact avec le substrat les muscles de la ventouse se contractent et créent ainsi un vide. Chez quelques taxa, l'extrémité distale des pieds est pointue ou émoussée. Ces animaux enfoncent leurs pieds dans un substrat meuble pour consolider le contact au cours du déplacement ou pour tamiser le sédiment durant la prise de nourriture.

Le système aquifère remplit d'autres fonctions, en plus de la locomotion. Comme il est discuté à la fin du chapitre, sa fonction originelle devait être la nutrition. Par ailleurs, la paroi fine des tubes pédieux permet les échanges de gaz avec le milieu extérieur et l'évacuation des déchets azotés. Les pieds ont aussi des fonctions sensorielles.

Le **système hémal** est structuré en bandes de tissu qui encerclent le canal annulaire et courent dans les bras au voisinage des canaux radiaires (*voir Figure 16.3*). Le système hémal est un dérivé cœlomique et déplace le fluide par les battements de sa ciliature. Sa fonction est encore largement inconnue, mais il favoriserait probablement la distribution des nutriments absorbés au niveau du tractus digestif. Il pourrait également assurer le transport de molécules de grande taille, d'hormones et véhiculer les cœlomocytes, cellules qui phagocytent les déchets particulaires à l'intérieur du corps.

## Synthèse de la section 16.2

Les caractéristiques communes à tous les membres du phylum des échinodermes sont la présence d'une symétrie pentaradiaire, d'un squelette interne de nature calcaire (carbonate de calcium), d'un système aquifère et d'un système hémal. La symétrie pentaradiaire a probablement pour origine l'adoption d'un mode de vie sédentaire par les échinodermes ancestraux. Le système aquifère exerce plusieurs fonctions : prise de nourriture, locomotion, fixation, perception de l'environnement, échanges des gaz respiratoires et élimination des déchets azotés.

***Quelle était la fonction originelle du système aquifère de l'échinoderme ? Quel catalogue de fonctions remplit-il chez les échinodermes actuels ?***

# 16.3 Classe des Astérides

## Compétences à acquérir

1. Décrire le système aquifère des membres de la classe des Astérides.
2. Décrire la prise de nourriture et la digestion chez les Astérides.

Les étoiles de mer constituent la classe des Astérides (Gr. *aster*, étoile + *oeides*, dans la forme de) et renferment 1 500 espèces. Elles vivent souvent sur des substrats durs des environnements marins bien que quelques espèces se trouvent dans le sable ou dans la vase. Les étoiles de mer sont vivement colorées en rouge, orange, bleu ou gris. *Asterias* est une étoile de mer orange commune le long de la côte Atlantique de l'Amérique du Nord, fréquemment étudiée dans les laboratoires de zoologie.

Les étoiles de mer ont cinq bras qui rayonnent à partir d'un disque central. L'ouverture orale, ou bouche, est au milieu, sur un côté du disque central. Elle est normalement orientée vers le bas, entourée de piquants mobiles. Des piquants fixes et d'autres mobiles hérissent le squelette et rendent rugueuse la surface aborale. De fines expansions de la paroi du corps, appelées **branchies dermiques** ou **papules**, disposées entre les ossicules, sont impliquées dans les échanges gazeux respiratoires (Figure 16.4). Chez quelques étoiles de mer, la surface aborale porte des **pédicellaires**, structures en forme de pinces, qui débarrassent la surface des débris et jouent un rôle protecteur. Les pédicellaires peuvent être attachés à une épine mobile ou être immobiles, fusionnés aux ossicules du squelette.

Une série d'ossicules, dans chaque bras, délimite un **sillon ambulacraire** qui court le long de sa surface orale. Dans le sillon se loge le canal radial et deux rangées de pieds ambulacraires font saillie de chaque côté du sillon. Le mouvement des pieds est ordonné en plusieurs étapes. L'alternance de phases d'extension, d'attachement et de contraction provoque le déplacement de l'étoile de mer sur son substrat. Le système nerveux coordonne le fonctionnement des pieds de telle sorte qu'ils entraînent l'étoile dans la même direction, toutefois, ils n'agissent pas simultanément, à l'unisson. Les ventouses terminales sont des structures d'attachement actives qui permettent aux étoiles de mer de maintenir leur position ou de se déplacer d'un site à un autre malgré l'action contraire et forte des vagues.

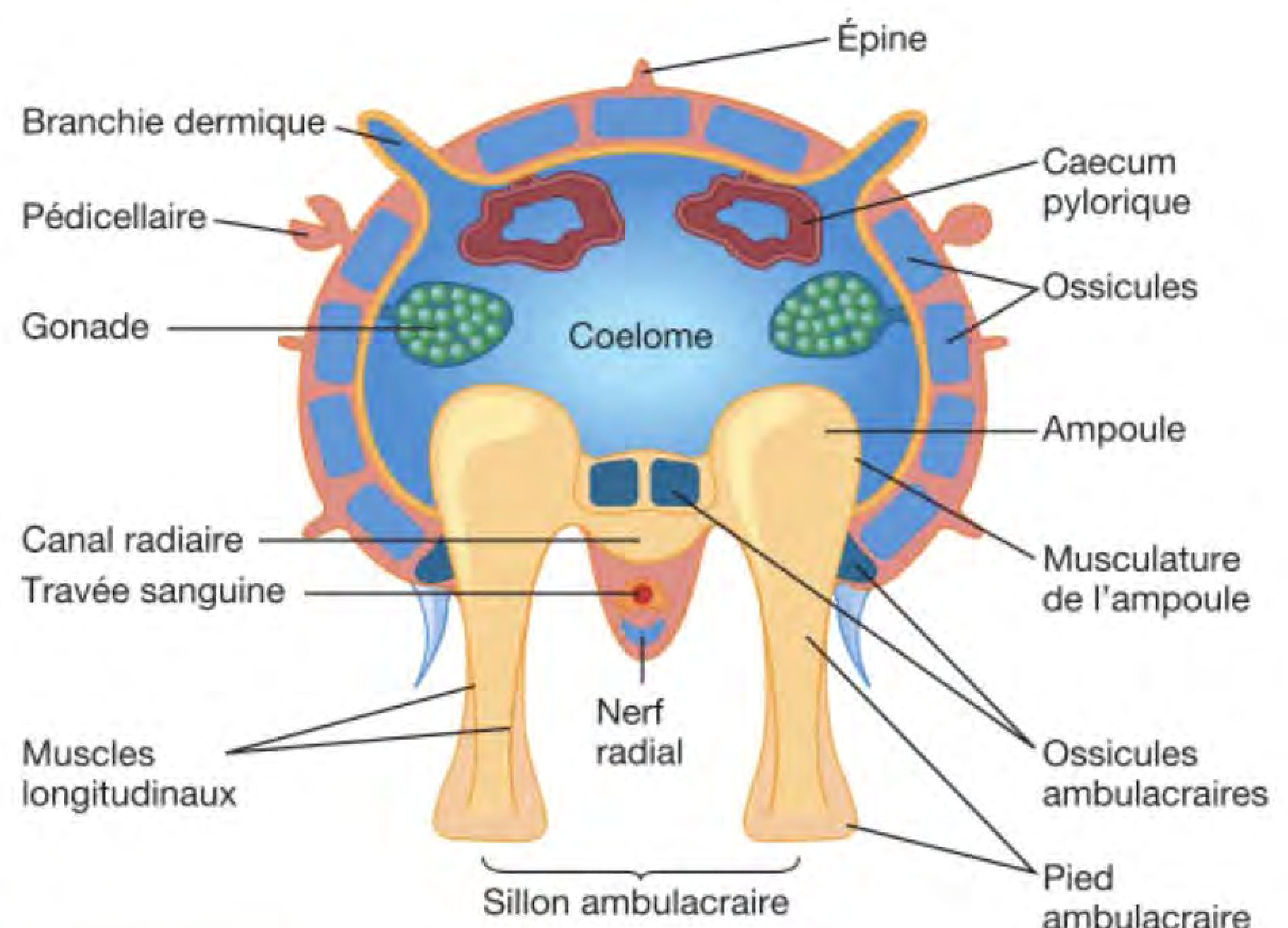


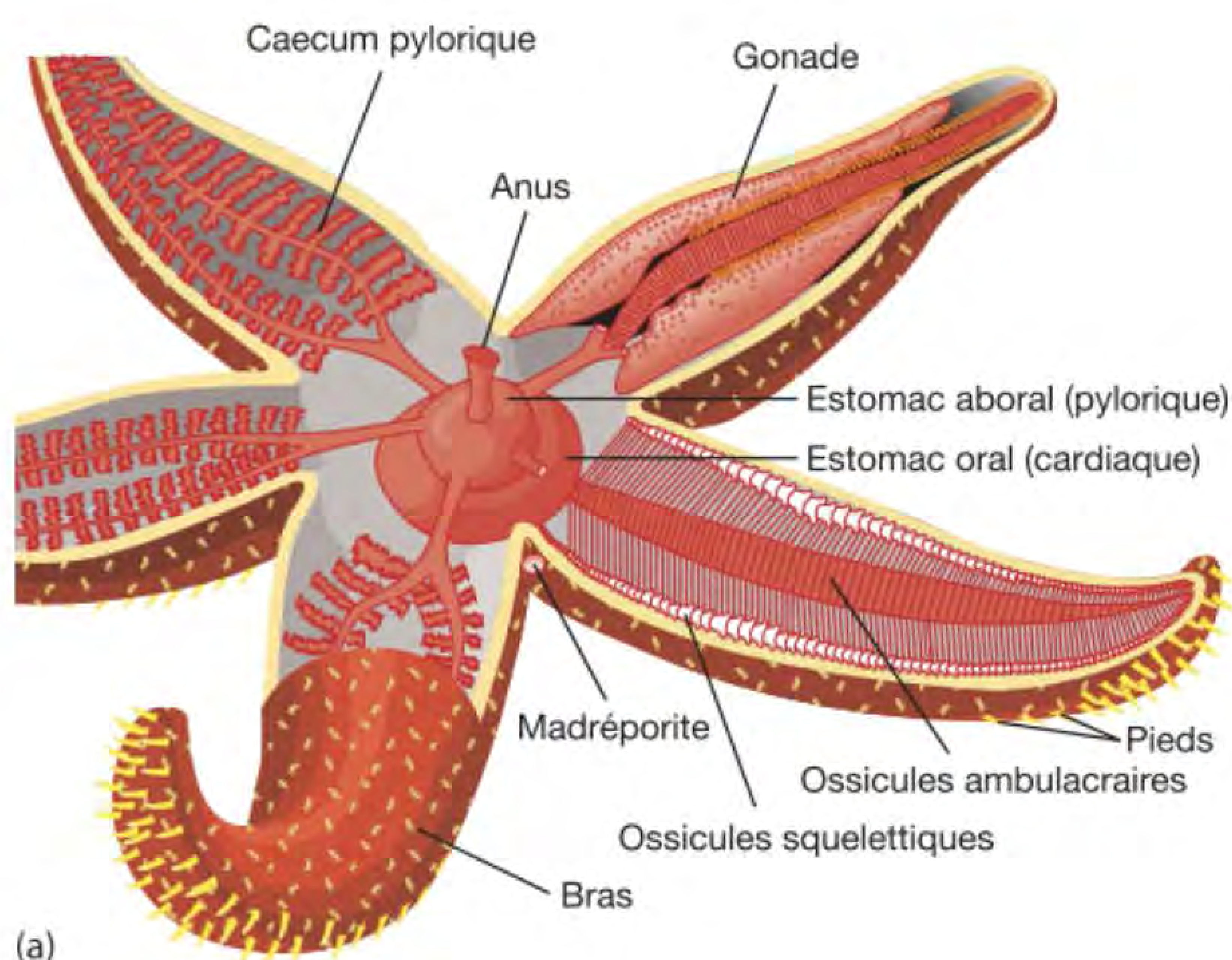

**FIGURE 16.4**

**Paroi du corps et organisation interne de l'Étoile de Mer.** Une section transversale dans le bras d'une étoile de mer montre les structures du système aquifère et les pieds tubulaires qui bordent le sillon ambulacraire.

## Les fonctions de maintenance

Les étoiles de mer se nourrissent de gastéropodes, bivalves, crustacés, polychètes, coraux, détritus et de beaucoup d'autres sources alimentaires. La bouche s'ouvre dans un œsophage court qui conduit à un estomac très large qui occupe la majeure partie du cœlome du disque central. L'estomac est subdivisé en deux régions. La plus volumineuse, estomac oral parfois appelé estomac cardiaque, reçoit la nourriture ingérée (Figure 16.5). Elle est en relation avec l'estomac aboral ou estomac pylorique, plus petit. Celui-ci se prolonge par des caeca pyloriques, conduits auxquels aboutissent des structures sécrétrices et absorbantes . Il y a deux caeca pyloriques par bras. Un intestin, court, donne dans un caecum rectal (de fonctions incertaines) puis un anus peu fonctionnel qui s'ouvre sur la face aborale du disque central.

Quelques étoiles de mer ingèrent des proies entières qui subissent une digestion extracellulaire à l'intérieur de l'estomac. Le matériel indigestible est expulsé par la bouche. Beaucoup d'étoiles de mer se nourrissent de bivalves dont ils forcent l'ouverture des valves. (Quiconque a essayé d'écarter les valves d'une coquille de bivalve a pu apprécier l'effort à fournir). L'étoile de mer enveloppe sa proie. Les pieds ambulacraires se fixent sur la coquille et la musculature pariétale, en se contractant, force la séparation des valves. Quand elles se sont écartées d'environ 0,1 mm, une augmentation de la pression cœlomique de l'étoile provoque l'éversion de la région stomacale cardiaque qui est introduite dans la coquille. Des enzymes digestives sont sécrétées et une digestion externe partielle intervient. Le processus affaiblit les muscles adducteurs du bivalve et la coquille s'ouvre complètement. Les tissus partiellement digérés passent dans la région stomacale pylorique puis dans les caeca pyloriques où la digestion se poursuit et l'absorption se réalise. L'étoile rétracte l'estomac en mettant en jeu des muscles stomacaux rétracteurs.



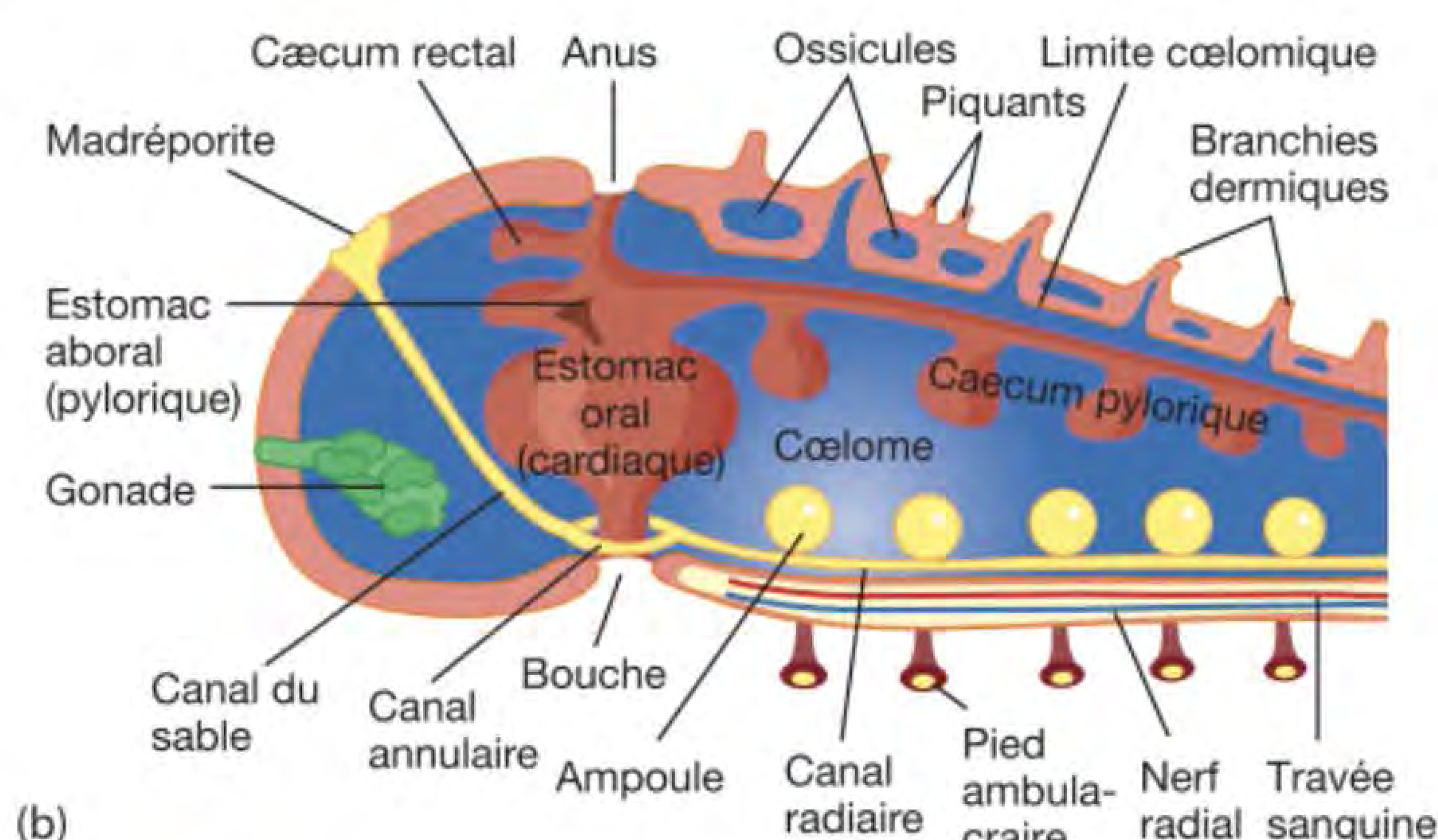




**FIGURE 16.5**

**Organisation interne d'une Étoile de Mer.** (*a*) Vue aborale. Les caeca pyloriques ont été enlevés dans un bras pour montrer la gonade ; les caeca pyloriques et les gonades ont été enlevés dans un autre bras pour montrer les ossicules ambulacraires et les ampoules des pieds ambulacraires. (*b*) Vue latérale dans le disque central et un bras.

Les gaz, les nutriments et les déchets du métabolisme sont transportés dans le cœlome par diffusion et par le jeu de la ciliature des cellules qui bordent la cavité. Les échanges gazeux et l'excrétion des déchets azotés (principalement l'ammoniac) se font par diffusion au travers des branchies dermiques, des pieds ambulacraires et d'autres structures à paroi mince. Le système hémal est fait de travées de tissu qui encerclent la bouche au voisinage du canal annulaire, s'étendent aboralement autour du canal du sable puis se prolongent dans les bras au contact des canaux radiaires (*voir Figure 16.3*).

Le système nerveux d'une étoile comprend un anneau nerveux autour de la bouche et des nerfs radiaux dans chaque bras. Les nerfs radiaux cheminent le long du sillon ambulacraire, en position orale par rapport au canal radiaire du système aquifère et au système hémal (*voir Figure 16.4*). Les nerfs radiaux coordonnent l'activité des pieds. Les autres éléments nerveux sont agencés en réseau associé à la paroi du corps.

La plupart des récepteurs sensoriels sont répartis sur toute la surface du corps et sur les pieds tubulaires.

Les étoiles de mer réagissent à la lumière, aux composés chimiques, et à de nombreux stimuli mécaniques.

Elles ont souvent des photorécepteurs spécialisés à l'extrémité des bras. Ce sont en réalité des pieds modifiés dépourvus de ventouse et renfermant une tache pigmentaire.

## Régénération, reproduction et développement

Les étoiles de mer sont bien connues pour leur pouvoir de régénération. Elles peuvent régénérer n'importe quelle partie d'un bras cassé. Chez quelques espèces, un organisme complet peut être reconstitué à partir d'un bras et d'une portion de disque central. La régénération est un processus lent qui, dans le cas où elle est complète, peut réclamer un délai de un an. La reproduction asexuée est possible chez quelques astérides et s'effectue par division du disque central suivie de la régénération de chaque moitié.

La plupart des étoiles de mer sont dioïques sans différenciation externe des sexes. Deux gonades sont présentes dans chaque bras et, durant les périodes de reproduction, se développent et remplissent tout le bras. Les gonopores s'ouvrent généralement à la base de chaque bras.

L'embryologie des échinodermes a été très étudiée en raison de la facilité avec laquelle on peut induire la ponte et maintenir les embryons au laboratoire. La fécondation externe est la règle. La survie des gamètes étant brève dans les océans, leur maturation

et leur émission doivent être synchronisées pour que la fécondation puisse se dérouler. La photopériode et la température sont des facteurs environnementaux mis en jeu dans la coordination de l'activité sexuelle. De plus, l'émission des gamètes par un individu s'accompagne de la libération de phéromones de ponte qui agissent sur les individus situés au voisinage, augmentant ainsi les chances de fécondation.

Les embryons sont planctoniques et se déplacent par mouvements de leurs cils (Figure 16.6). Des bandes ciliaires se différencient après la gastrulation et une larve à symétrie bilatérale se forme. C'est la larve bipinnaria. Elle se nourrit généralement des protistes planctoniques. Parce qu'ils sont planctoniques, les stades larvaires peuvent être dispersés sur de grandes distances par les courants océaniques. Le développement des bras larvaires met en place une autre forme larvaire, la larve brachiolaria, qui tombe sur le substrat, s'attache et se métamorphose en une étoile de mer juvénile.

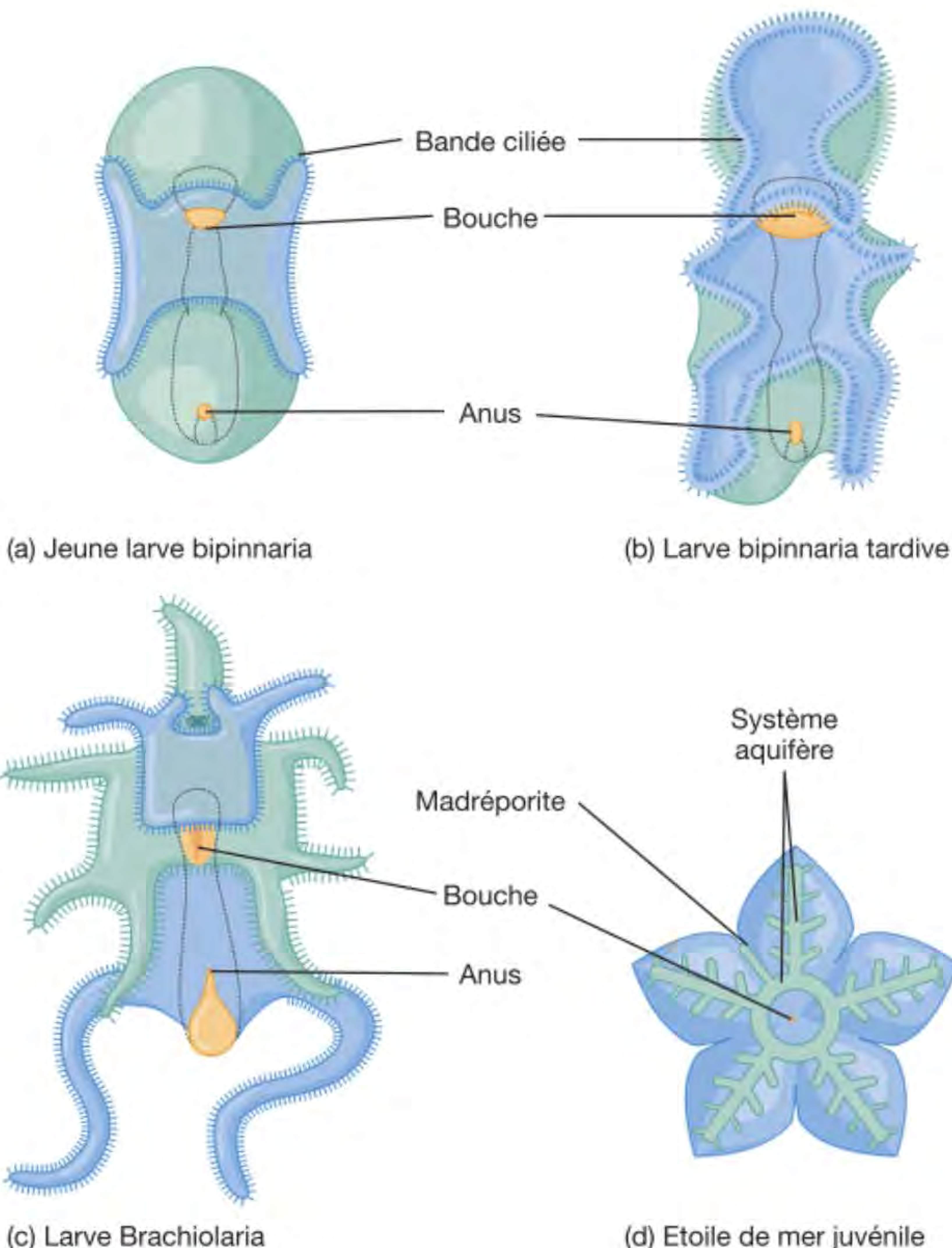



**FIGURE 16.6**

**Développement de l'Étoile de Mer.** Les stades embryonnaires tardifs ont une symétrie bilatérale, sont ciliés, se déplacent et se nourrissent dans le plancton. Chez un petit nombre d'espèces, les embryons se développent en utilisant le vitellus stocké dans l'œuf durant la gamétogenèse. Après les stades blastula et gastrula, le développement comprend des stades larvaires. (*a*) Jeune larve bipinnaria (0,5 mm). (*b*) Larve bipinnaria tardive (1 mm). (*c*) Larve brachiolaria (1 mm). (*d*) Étoile de mer juvénile (1 à 2 mm).

## Marguerites de la mer

Un groupe d'échinodermes très particuliers a été séparé des autres et placé dans une classe à part, celle des Concentricycloïdes. Il est admis de façon consensuelle qu'il s'agirait de membres modifiés de la classe des Astérides. Deux espèces de marguerites des mers ont été décrites (Figure 16.7). Elles sont dépourvues de bras et ont moins de 1 cm de diamètre. Les traits les plus distinctifs sont les deux anneaux aquifères qui encerclent le corps en forme de disque. L'anneau interne correspondrait au canal aquifère annulaire des astérides. L'anneau externe, associé aux pieds tubulaires et aux ampoules, correspondrait aux canaux radiaires des astérides. Les marguerites des mers n'ont pas de système digestif. À la place, une fine membrane appelée velum couvre la face de l'animal qui est appliquée contre le substrat (de la matière organique en décomposition). Elle digère la matière et absorbe les nutriments. À l'intérieur, cinq paires de poches incubatrices retiennent les embryons en cours de développement. Il n'y a pas de stades larvaires libres connus.

## SYNTHÈSE DE LA SECTION 16.3

Les étoiles de mer sont les membres de la classe des Astérides. Elles ont des bras qui rayonnent autour d'un disque central. La face orale est orientée vers le substrat. Le système aquifère comprend un canal annulaire entourant la bouche et s'ouvrant à l'extérieur au niveau de la face aborale via le canal du sable et le madréporite. Les canaux radiaires se prolongent dans chaque bras et sont en relation avec les pieds tubulaires (pieds ambulacraires ou podia) modifiés et porteurs de ventouses de succion. Ce sont des prédateurs de bivalves et d'autres invertébrés. Ils ingèrent des proies entières ou extroversent la région orale de leur estomac libérant des enzymes dans ou sur leurs proies. La fécondation externe conduit à la formation d'une larve planctonique qui tombe sur le substrat puis se métamorphose en juvéniles et adultes.

***En quoi la fonction de la métamorphose est-elle similaire chez les étoiles de mer et les insectes (voir Chapitre 15) ? En quoi diffère-t-elle ?***



**FIGURE 16.7**

**Une Marguerite de la Mer.** Une marguerite de la mer conservée (*Xyloplax medusiformis*). Ce spécimen a 3 mm de diamètre.



## Que savons-nous sur la régénération des échinodermes ?

De simples observations ont révélé que tous les échinodermes ont la capacité de régénérer des parties perdues de leur corps, mais que cette capacité est particulièrement développée chez les Astérides, les Ophiurides et les Crinoïdes. Chez quelques Astérides, un organisme entier peut être reconstitué à partir d'une seule partie du corps. La régénération peut ainsi remplacer une partie du corps perdue suite à l'attaque d'un prédateur ou, chez les astérides et les ophiurides, perdue après fission du corps et participer alors à la reproduction asexuée. Les recherches plus récentes utilisent les techniques moléculaires et physiologiques modernes pour décrire les mécanismes cellulaires mis en jeu dans la régénération. Dans quelques cas, un pool de cellules souches indifférenciées maintenu chez l'adulte est la source de l'histogenèse régénératrice. Dans d'autres cas, des cellules adultes se dédifférencient et réversent vers un état souche-like et jouent ce rôle. Des études portant sur le contrôle génétique de la régénération ont permis d'identifier des gènes homologues de ceux qui participent à la cicatrisation des plaies chez les vertébrés. Certaines des molécules médiatrices de la régénération sont des neuromédiateurs (*voir chapitre 24*) trouvés dans le système nerveux de la plupart des animaux. Les échinodermes et les êtres humains, qui sont tous deux des deutérostomiens, partagent beaucoup de gènes qui contrôlent le développement. Les informations fournies par la régénération des échinodermes peuvent nous permettre de comprendre pourquoi des tissus comme le muscle cardiaque humain et certains tissus nerveux ne peuvent pas se réparer. Cette compréhension peut conduire à la mise au point de traitements capables de restaurer les fonctions de tissus endommagés.

## 16.4 Classe des Ophiurides

### Compétences à acquérir

1. Comparer la forme du corps des membres de la classe des ophiurides à celle des membres de la classe des Astérides.
2. Décrire la régénération et la reproduction des membres de la classe des Ophiurides.

La classe des Ophiurides (Gr. *ophis*, serpent + *oura*, queue + *oeides*, dans la forme de) inclut les étoiles paniers et les ophiures ou étoiles cassantes ou étoiles serpents. Avec près de 2 000 espèces, c'est le groupe le plus divers d'échinodermes. Les Ophiurides, toutefois sont souvent dominés par les autres groupes en raison de leur petite taille et de leur tendance à occuper les crevasses dans les rochers et les coraux ou s'accrocher aux algues.

Les bras des ophiurides sont longs et, contrairement à ceux des astérides, se séparent brusquement du disque central donnant à celui-ci une forme pentagonale. Les ophiures ont des bras non ramifiés et la plupart ont un disque central de 1 à 3 cm de diamètre (Figure 16.8*a*). Les étoiles paniers ont des bras à multiples ramifications (Figure 16. 8*b*). Les ophiurides sont dépourvus de branchies dermiques et de pédicellaires. Les pieds tubulaires (podias) n'ont pas de ventouse distale ni d'ampoule et la contraction des muscles insérés à la base d'un pied entraîne son extension. Contrairement aux étoiles de mer, le madréporite des ophiures est sur la face orale.

Le système aquifère des ophiurides n'est pas impliqué dans la locomotion. En fait, le squelette est modifié pour permettre un mode unique de prise et de mouvement. Les ossicules superficiels, qui se forment sur la face aborale, croissent et couvrent les faces latérales et orales de chaque bras. Le sillon ambulacraire – contenant le nerf radial, le tissu hémal et le canal aquifère radiaire – est dit « fermé ». Les ossicules ambulacraires sont dans le bras et constituent un axe central de support. Ils s'articulent les uns aux autres et sont mus par des muscles relativement importants provoquant des mouvements serpentiformes des bras (d'où le nom de la classe) qui peuvent ainsi s'enrouler autour du stipe d'une algue ou s'accrocher à la crevasse d'un corail. Durant la locomotion, le disque central est maintenu au-dessus du substrat, deux bras le tractent alors que les autres s'étendent vers l'avant ou traînent en arrière.

### Fonctions de maintenance

Les ophiurides sont prédateurs et nécrophages. Des mouvements de balayage des bras collectent les proies et les particules de matière qui sont ensuite transférées à la bouche. Les étoiles paniers sont des suspensivores qui ondulent leurs bras et piègent le plancton par le mucus qui recouvre les pieds. Le plancton capturé passe d'un pied à un autre sur toute la longueur du bras jusqu'à ce qu'il atteigne la bouche.

La bouche des ophiurides est au centre du disque et cinq mâchoires triangulaires forment un appareil masticateur. La bouche donne accès à un estomac en forme de sac. Il n'y a pas d'intestin et aucune partie du tractus digestif ne pénètre dans les bras.

Le cœlome est réduit, principalement confiné dans le disque central, mais assure la distribution des nutriments, des déchets et des gaz. Les cœlomocytes participent à la distribution des nutriments et l'expulsion des déchets particulaires. L'ammoniac est le produit d'excrétion azoté primaire et diffuse au niveau des pieds et de sacs membraneux appelés **bourses**, invaginations de la surface orale du disque central. Des fentes ciliées sur la face orale du disque,



(a)



(b)

**FIGURE 16.8**

**Classe des Ophiurides.** (*a*) Cette étoile cassante (*Ophiopholis aculeata*) utilise ses bras longs et à allure de serpent pour ramper sur le substrat et s'enrouler autour des objets de son environnement. (*b*) Les étoiles paniers ont cinq bras très ramifiés. Elles ondulent les bras dans l'eau et, avec les pieds ambulacraires recouverts de mucus, capturent les organismes planctoniques. L'exemplaire présenté est l'étoile panier du nord *Gorgonocephalus arcticus*.

à la base de chaque bras, assurent les mouvements d'entrée et de sortie d'eau dans les bourses (Figure 16.9).

## Régénération, reproduction et développement

Comme les étoiles de mer, les ophiurides peuvent régénérer des bras perdus. Lorsqu'un ophiure est attrapé par un bras, la contraction de certains muscles peut provoquer sa rupture, sa cassure – d'où le nom de « brittle star » ou étoile fragile, cassante. Le processus, appelé autotomie (Gr. *autos*, soi + *tomos*, couper), est une réaction qui permet à l'animal de s'échapper. Le bras est ensuite régénéré. Quelques espèces ont aussi une ligne de rupture ou scission qui traverse le disque central. Quand l'animal se fend en deux selon cette ligne, la régénération de chacune des moitiés produit deux individus.

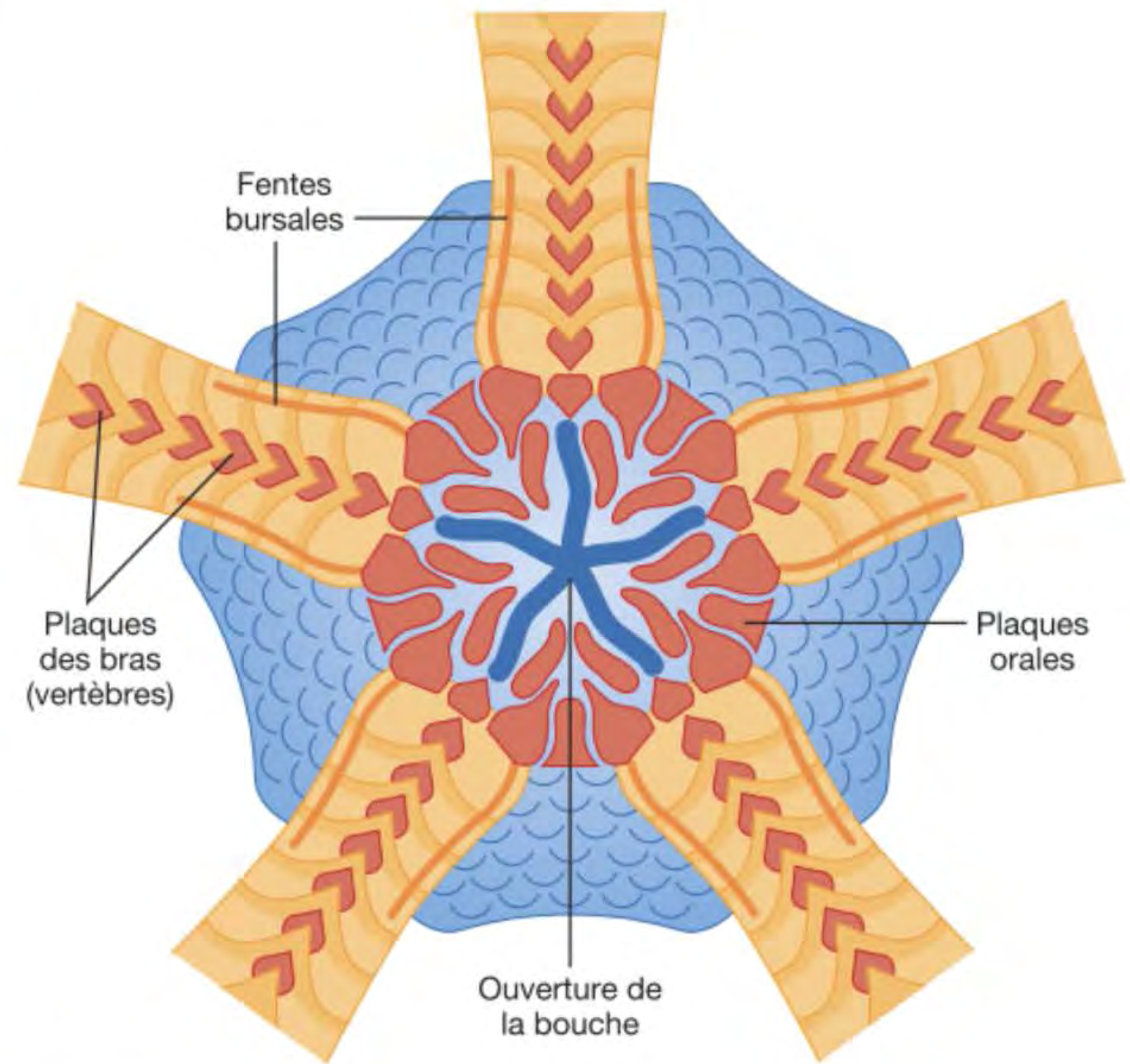



**FIGURE 16.9**

**Classe des Ophiurides.** Vue orale du disque de l'étoile cassante *Ophiomusium*. D'après L. Hyman, the Invertebrates, Volume IV. Copyright © 1959 McGraw-Hill, Inc. Utilisée avec autorisation.

Les ophiurides sont dioïques. Les mâles sont habituellement plus petits que les femelles qui, souvent, les portent. Les gonades sont associées aux bourses dans lesquelles les gamètes sont libérés. Les ovules peuvent être émis à l'extérieur ou retenus dans la bourse où ils sont fécondés et gardés pendant les premières phases du développement. Les embryons sont ainsi protégés et parfois nourris par le parent. Le stade larvaire, dénommé ophiopluteus, est planctonique. Ses longs bras portent des bandes ciliées utilisées pour la capture du plancton et il entreprend une métamorphose avant de se poser sur le fond.

### Synthèse de la section 16.4

Les membres de la classe des Ophiurides sont les étoiles paniers et les ophiures ou étoiles fragiles et cassantes. Leurs bras sont longs et nettement démarqués du disque central. Leurs tubes pédieux (podias) n'ont pas de ventouse ou disque de succion ni d'ampoule. Les ophiurides sont des prédateurs et des nécrophages. La reproduction comprend une fécondation externe et le développement d'une larve planctonique, l'ophiopluteus.

***En quoi le nom de classe des Ophiurides est-il particulièrement suggestif ?***

# 16.5 Classe des Échinides

### Compétences à acquérir

1. Décrire la forme du corps des membres de la classe des Échinides.
2. Comparer les systèmes aquifères des Échinides et des Astérides.

Les oursins de mer, les dollars de sable et les oursins cardiaques sont les membres de la classe des Échinides (Gr. *echinos*, épineux + *oeides*, dans la forme de). Les quelques 1 000 espèces connues sont largement distribuées dans à peu près tous les environnements marins. Les oursins sont adaptés pour vivre sur des substrats durs, se coinçant souvent dans les crevasses et les creux des rochers ou des coraux (Figure 16.10*a*). Les dollars du sable et les oursins cardiaques vivent habituellement dans le sable et la vase en fouissant juste sous la surface (Figure 16.10*b*). Ils utilisent les podias pour attraper la matière organique qui se dépose sur eux ou qui passe sur eux. Les dollars de sable vivent en bancs denses ce qui favorise une reproduction et une alimentation efficaces.

Les oursins de mer sont de forme arrondie et le pôle oral est orienté vers le substratum. Leur squelette, appelé test, est constitué de 10 jeux de plaques étroitement accolées qui se courbent de la face orale à la face aborale. Cinq rangées de plaques ambulacraires ont des orifices pour les podias et alternent avec cinq rangées de plaques interambulacraires qui portent des tubercules sur lesquels les piquants s'articulent. La base de chaque piquant est évidée en cavité articulaire et des muscles insérés à ce niveau déplacent le piquant. Les piquants sont souvent pointus, parfois creux et peuvent contenir un venin dangereux pour les nageurs. Les pédicellaires des oursins ont deux ou trois mâchoires (mors) et sont reliés à la paroi par un long pédoncule (Figure 16.11*a*). Ils nettoient le corps des débris et capturent les larves planctoniques qui constituent une source supplémentaire de nourriture. Les pédicellaires de certains oursins contiennent des sacs à venin et ont un sillon ou sont creusés pour injecter le venin dans un prédateur, une étoile de mer par exemple.

Le système aquifère des Échinides est similaire à celui des autres échinodermes. Les canaux radiaires courent le long de la face interne de la paroi entre les pôles oral et aboral. Les pieds ambulacraires possèdent ampoules et ventouses ou coupes de succion et le système aquifère s'ouvre à l'extérieur par de nombreux pores qui percent un ossicule aboral qui joue le rôle de madréporite (plaque madréporique N. d. T.).

Les échinides se déplacent en utilisant les piquants pour exercer une poussée sur le substratum et les podias pour tirer. Les dollars de sable et les oursins cardiaques s'aident des piquants pour fouir les substrats meubles. Certains oursins des mers taraudent le rocher ou le corail pour se soustraire à l'action des vagues et des courants forts. Ils creusent des dépressions en forme de coupes et des sillons profonds à l'aide de leur lanterne d'Aristote, décrite dans le paragraphe suivant.


(a)

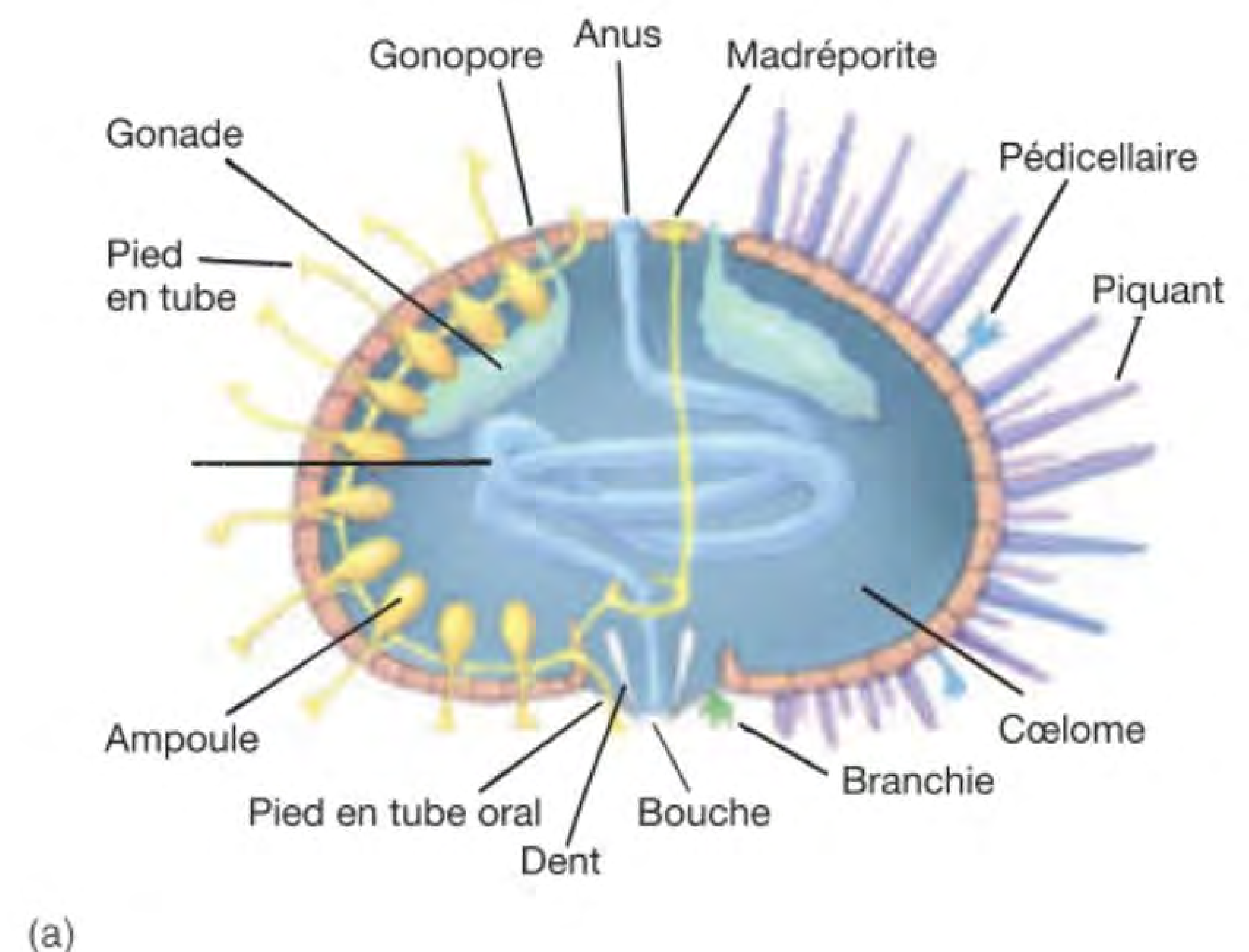

(b)

**FIGURE 16.10**

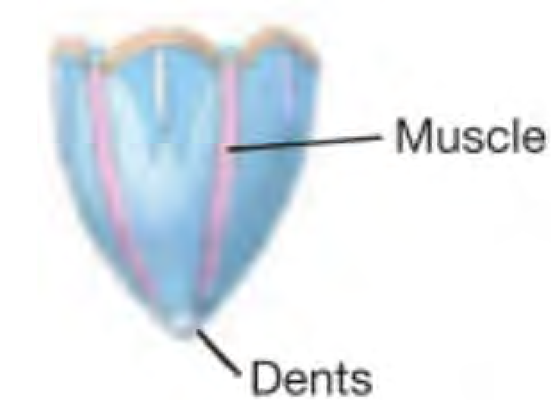
**Classe des Échinides.** (*a*) Un oursin de mer (*Strongylocentrotus*). (*b*) Les dollars de sable sont spécialisés pour vivre dans des substrats meubles, dans lesquels ils sont partiellement enfouis.

## Fonctions de maintenance

Les échinides se nourrissent d'algues, de bryozoaires, de polypes coralliens et des restes d'animaux morts. Les pieds oraux qui entourent la bouche manipulent la nourriture. Un appareil masticateur, appelé **lanterne d'Aristote**, peut se projeter hors de la bouche



(a)



(b)

**FIGURE 16.11**

**Organisation interne d'un Oursin.** (*a*) Vue en coupe. (*b*) La lanterne d'Aristote est une structure broyeuse faite d'environ 35 ossicules auxquels sont associés des muscles.

(Figure 16.11*b*). Il comprend environ 35 ossicules auxquels sont attachés des muscles et coupe la nourriture en pièces de petite taille faciles à ingérer. À la cavité buccale font successivement suite un pharynx, un œsophage et un long intestin enroulé en spirale qui se termine dans l'anus et s'ouvre sur la face aborale.

Les échinides ont un vaste cœlome et le liquide cœlomique représente le milieu circulatoire primaire. De petites branchies, localisées au niveau d'une fine membrane péribuccale, sont des poches externes de la paroi et sont bordées par un épithélium cilié. Les échanges de gaz s'effectuent par diffusion au travers de cet épithélium et des podias. Des courants ciliaires, des changements dans la pression cœlomique et la contraction des muscles associés à la lanterne d'Aristote créent les mouvements d'entrée et de sortie d'eau dans les branchies. Les fonctions excrétrices et nerveuses sont identiques à celles décrites chez les astérides.

## Reproduction et développement

Les échinides sont dioïques. Les gonades sont du côté interne de la paroi dans les régions interambulacraires. Durant la période de reproduction, elles remplissent pratiquement tout l'espace cœlomique. Un gonopore s'ouvre dans chacun de cinq ossicules ou plaques génitales localisées au pôle aboral. Les dollars de sable sont une exception, car ils n'ont que quatre gonades et quatre orifices génitaux. Les gamètes sont disséminés dans l'eau de mer et la fécondation est externe. Le développement comprend éventuellement une larve, la larve pluteus, qui mène une vie planctonique de plusieurs mois avant de se métamorphoser.

### Synthèse de la section 16.5

Les membres de la classe des échinides comprennent les oursins de mer et les dollars de sable. Ils ont des tests arrondis, aplatis ou globulaires couverts de piquants qui sont utilisés dans la locomotion. Leur système aquifère est comparable à celui des astérides à l'exception près que les canaux radiaires courent le long de la paroi interne du pôle oral au pôle aboral. Ils se nourrissent d'algues, de polypes coralliens et de restes d'animaux morts. La fécondation externe conduit au développement d'une larve pluteus planctonique.

***Comment la symétrie pentaradiaire se manifeste-t-elle dans un oursin de mer rond ou globulaire ?***

# 16.6 Classe des Holothurides

### Compétences à acquérir

1. Décrire la forme du corps des membres de la classe des Holothurides.
2. Faire ressortir et évaluer l'originalité de la prise de nourriture et de la digestion des holothurides comparées à celles des autres échinodermes.

La classe des holothurides (Gr. *holothourion*, comcombre de mer + *oeides*, dans la forme de) comprend environ 1 500 espèces dont les membres sont communément appelés concombres de mer. Ils se trouvent à toutes les profondeurs de tous les océans, où ils rampent sur des substrats durs ou fouissent dans les substrats meubles (Figure 16.12).



**FIGURE 16.12**

**Classe des Holothurides.** Un concombre de mer (*Parastichopus californicus*).

Les concombres de mer n'ont pas de bras et leur corps est allongé le long d'un axe oral-aboral. Ils vivent sur un côté, habituellement aplati comme un côté ventral, donnant à l'animal une symétrie bilatérale secondaire. Les tubes pédieux (podias) péribuccaux sont élargis, profondément modifiés et portent le nom de tentacules. La plupart des adultes ont une taille comprise entre 10 et 30 cm. La paroi du corps est épaisse et musculaire, dépourvue de piquants et de pédicellaires. Sous l'épiderme est le derme, couche épaisse de tissu conjonctif qui enrobe des ossicules. Les ossicules sont microscopiques et ne déterminent pas la forme du corps. Des ossicules de grande taille forment un anneau calcaire autour de l'extrémité orale du tractus digestif et sont le site d'attachement des muscles de la paroi (Figure 16.13). Sous le derme est une couche de muscles circulaires qui surmonte les muscles longitudinaux. La paroi du corps des concombres de mer, une fois bouillie et séchée, est appelée trepang dans les contrées Asiatiques. Elle peut être mangée comme plat de résistance ou ajouter à des soupes comme aromate pour donner du goût ou être une source de protéines.

Le madréporite des concombres de mer est interne et le système aquifère est rempli avec du liquide cœlomique. Le canal annulaire encercle l'extrémité orale du tube digestif et porte 1 à 10 vésicules de Polian. Cinq canaux radiaires et les canaux des tentacules y sont branchés. Les canaux radiaires et les podias avec ventouse de succion et ampoule, courent entre les pôles oral et aboral. Le côté du corps qui est au contact du substrat contient trois des cinq rangées de pieds qui servent, principalement, à l'attachement. Les deux autres rangées, sur la surface supérieure peuvent être de taille réduite ou absentes.

Les concombres de mer sont, pour la plupart, des animaux fouisseurs ou rampants très lents ; certains, toutefois, nagent en ondulant le corps d'un côté à l'autre. Les pieds ne participent pas à la locomotion, car ils ne sont pas ancrés sur des ossicules. La locomotion dépend généralement des contractions de la musculature qui progressent en vagues d'une extrémité à l'autre du corps comme chez les vers.

## Fonctions de maintenance

La plupart des holothuries ingèrent des particules de matière organique à l'aide de leurs tentacules (ce sont des détritivores N. d. T.). Ces derniers balaient le substrat ou sont tenus dressés dans l'eau de

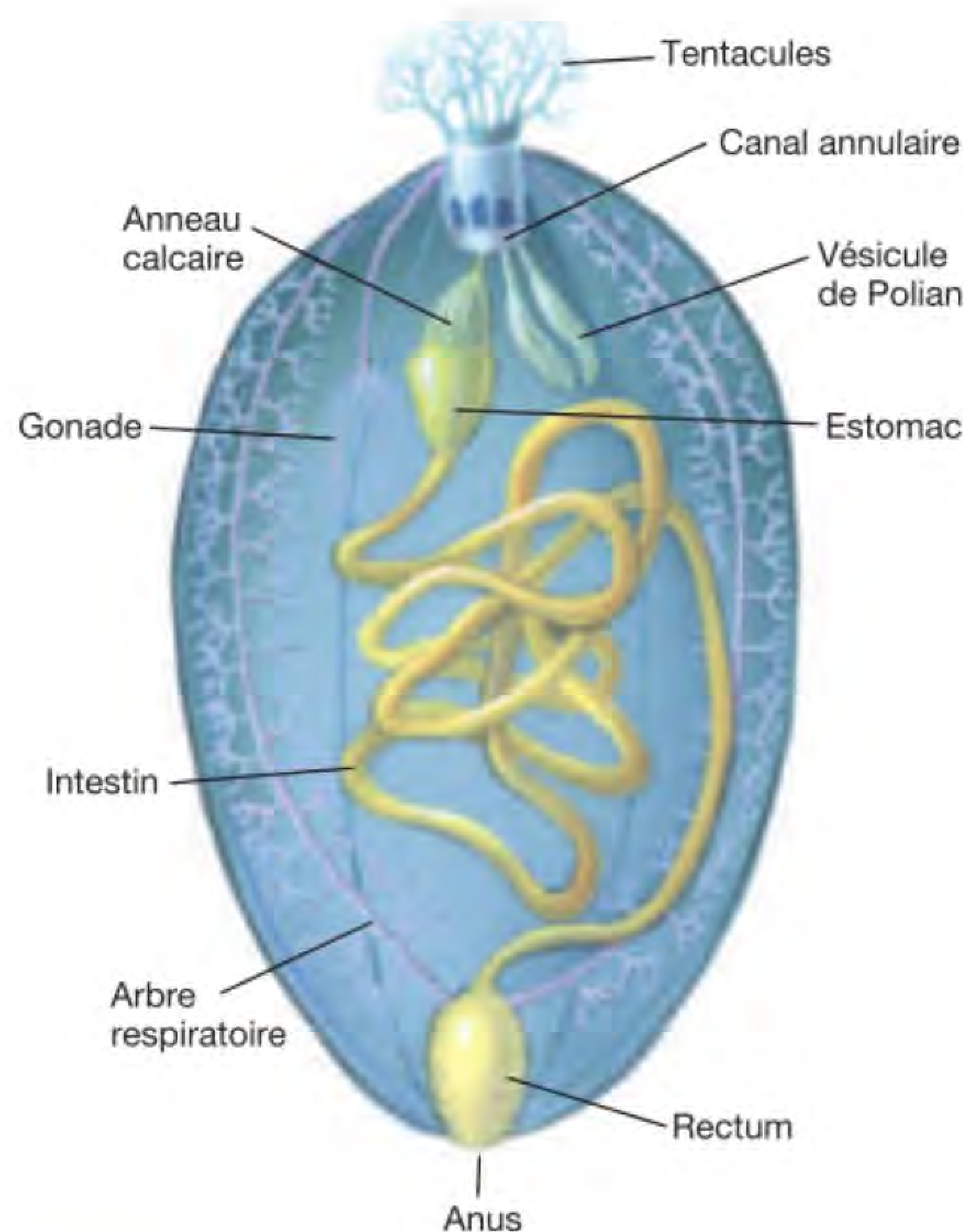



**FIGURE 16.13**

**Structure interne du Concombre de Mer, *Thyone*.** La bouche conduit à l'estomac supporté par un anneau calcaire. L'anneau calcaire est aussi le site d'attachement des muscles longitudinaux rétracteurs du corps. Les contractions de ces muscles provoquent la rétraction des tentacules dans l'extrémité antérieure du corps. À l'estomac fait suite un intestin très enroulé. Celui-ci se continue par le rectum qui aboutit à l'anus. (La portion antérieure du tractus digestif est déplacée dans cette représentation.)

mer et le mucus qui les recouvre piègent la nourriture. Le tube digestif comprend un estomac ; un long intestin en boucle ; un rectum et un anus (*voir Figure 16.13*). Les concombres de mer enfoncent les tentacules dans la bouche pour les essuyer et enlever la nourriture capturée. Durant la digestion, les cœlomocytes traversent la paroi intestinale, sécrètent des enzymes, récupèrent et distribuent les produits de la digestion.

Le cœlome est vaste et les cils de sa paroi déplacent les fluides assurant la distribution des gaz respiratoires, des déchets et des nutriments dans tout le corps. Le système hémal est bien développé avec de grands sinus et un réseau de canaux contenant du liquide cœlomique. Son rôle principal est la distribution des nutriments.

Une paire de tubes appelés **arbres respiratoires** (N. d. T. poumons d'eau) est attachée au rectum et se ramifient dans toute la cavité corporelle. Le pompage de l'eau par le rectum assure sa circulation dans tous les tubes. Dans un premier temps, le rectum se dilate et se remplit d'eau entrée par l'anus. Dans un second temps, la contraction du rectum et celle d'un sphincter anal, forcent l'eau à s'engager dans l'arbre. Dans un troisième temps, les tubules de l'arbre se contractent et l'eau est évacuée. Les gaz respiratoires et les déchets azotés diffusent du liquide cœlomique à l'eau de mer au travers des tubules.

Le système nerveux des concombres de mer est organisé de la même façon que chez les autres échinodermes, mais des nerfs supplémentaires atteignent les tentacules et le pharynx. Quelques holothurides ont des statocystes et d'autres possèdent des photorécepteurs relativement complexes.

Des observations fortuites suggèrent que les holothurides sont sans défense contre les prédateurs. Beaucoup, toutefois, produisent des toxines qui imprègnent leur paroi et découragent les prédateurs. D'autres rejettent, par l'anus, des tubes ou organes de Cuvier fixés à la base de l'arbre respiratoire. Ces tubes contiennent des sécrétions gluantes et des toxines capables d'empêtrer et d'immobiliser les prédateurs. De plus, les contractions de la paroi du corps peuvent provoquer l'expulsion d'un ou des deux arbres respiratoires, du tractus digestif et des gonades par l'anus. Ce processus, appelé éviscération, est une réponse à un stress chimique et physique et peut être considéré comme un moyen de défense qui décourage les prédateurs. Les parties perdues sont ensuite régénérées.

## Reproduction et développement

La plupart des holothurides sont dioïques. Ils possèdent une seule gonade, localisée antérieurement dans le cœlome et un gonopore proche de la base des tentacules. La fécondation est habituellement externe et les embryons se développent en larves planctoniques. La métamorphose précède la retombée sur le substrat. Chez quelques espèces, les tentacules de la femelle prennent les œufs au moment où ils sont libérés. Après fécondation, les œufs sont déposés sur la surface du corps où ils sont couvés. Dans de rares cas, la couvaison est interne. Les ovules sont libérés dans la cavité du corps où la fécondation se déroule (par un mécanisme inconnu) ainsi que les premières étapes du développement. Les jeunes s'échappent après rupture de la paroi. Les concombres de mer peuvent aussi se reproduire par fission transversale suivie de régénération.

### Synthèse de la section 16.6

Les membres de la classe des Holothurides sont les concombres de mer. Ils ont un corps musculaire pourvu d'ossicules microscopiques. Ils sont dépourvus de bras et présentent une symétrie bilatérale secondaire. Ils se nourrissent de particules de matière organique piégées par le mucus qui recouvre les tentacules qui balaient le substrat. Ils possèdent des arbres respiratoires originaux. La fécondation est externe et le développement comprend un stade larvaire planctonique.

***Quelles sont les preuves de la présence d'une symétrie pentaradiaire chez les concombres de mer ?***

# 16.7 Classe des Crinoïdes

### Compétences à acquérir

1. Comparer la forme du corps des Crinoïdes à celle des Astérides.
2. Faire ressortir l'originalité des modalités de la nutrition des Crinoïdes comparées à celles des autres classes d'échinodermes.

Les membres de la classe des Crinoïdes (Gr. *krinon*, lys + *oeides*, dans la forme de) comprennent les lys de mer et les étoiles de plumes (comatules N. d. T.). Ce sont les plus primitifs de tous les échinodermes vivants et sont très différents de tout ce qui a été décrit jusqu'à présent. Il y a approximativement 630 espèces vivantes actuellement ; toutefois, le registre fossile très important montre que beaucoup plus d'espèces étaient présentes durant l'ère Paléozoïque, entre 200 et 600 millions d'années.

Les lys de mer sont en permanence fixés au substrat par une tige. La zone de fixation a la forme d'un disque ou porte des extensions

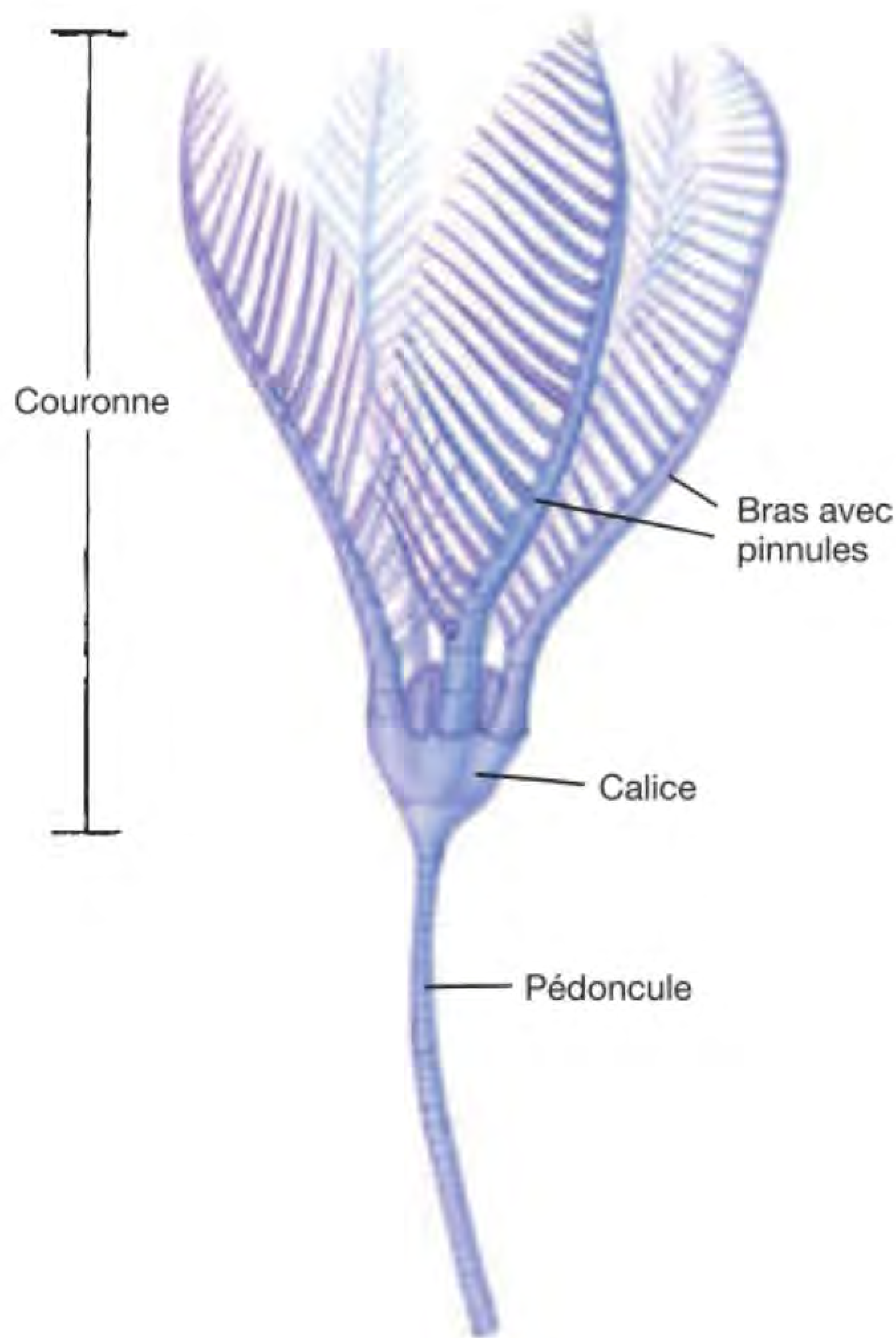



**FIGURE 16.14**

**Classe des Crinoïdes.** Un lys de mer (*Ptilocrinus*).

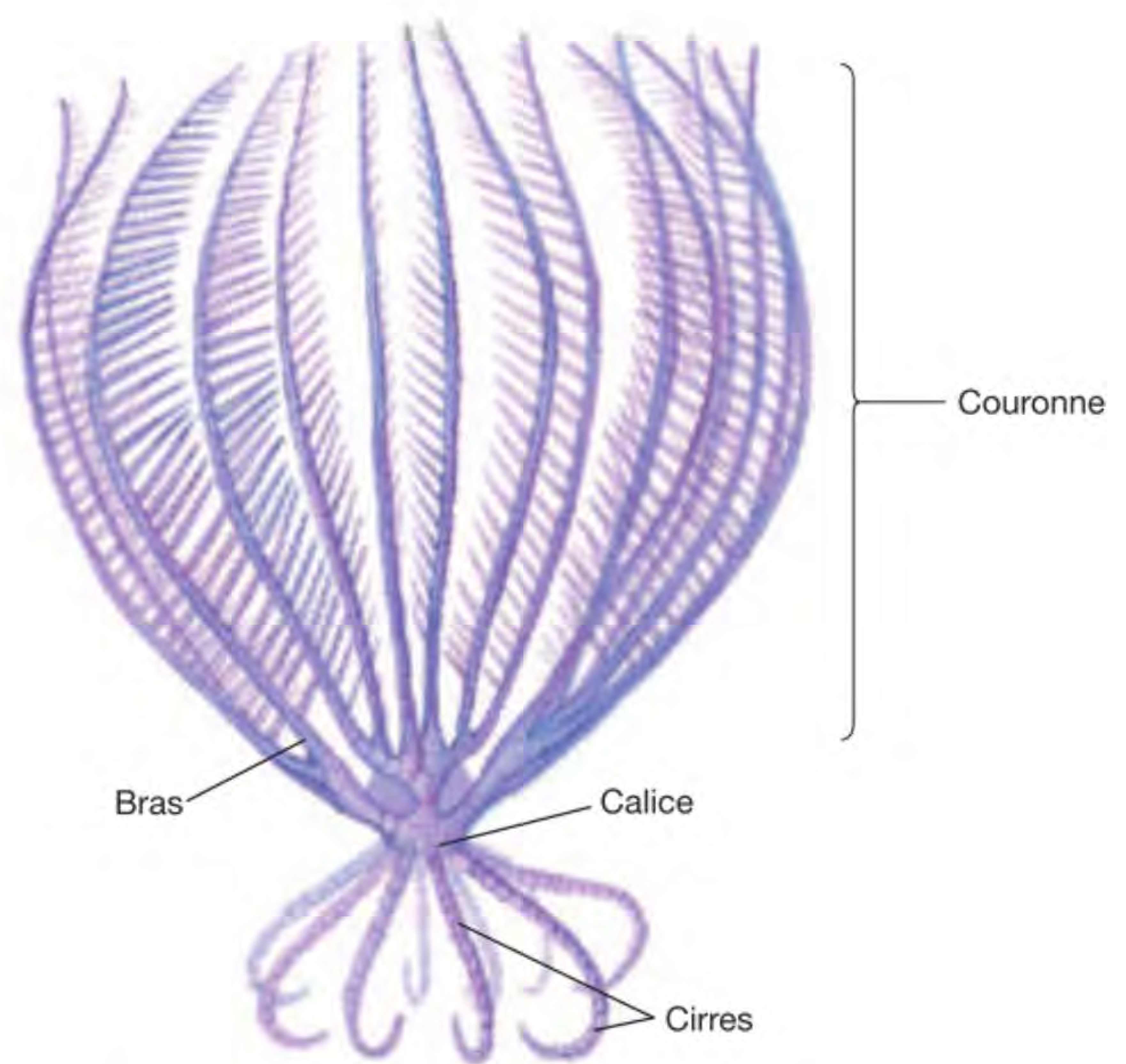



**FIGURE 16.15**

**Classe des Crinoïdes.** Une étoile plumeuse (*Neometra*).

rappelant des racines. Les ossicules discoïdes de la tige sont empilés les uns sur les autres et sont maintenus par du tissu conjonctif donnant à l'ensemble un aspect articulé. La tige est hérissée de projections ou cirres disposées en verticilles. L'extrémité libre du lys de mer est la couronne. Sa face aborale, attachée à la tige, est supportée par un jeu d'ossicules formant le **calice**. Du calice partent cinq bras. Ils sont ramifiés, constitués d'ossicules, pourvus de petites branches (pinnules) qui leur donnent l'apparence de plumes. Deux rangées de podies sont disposées sur toute la longueur de chaque bras. Les sillons ambulacraires des bras convergent vers la bouche. La bouche et l'anus s'ouvrent sur la face supérieure (orale).

Les étoiles de plumes (comatules) ont une organisation comparable à celle des lys de mer, mais ils sont sessiles et peuvent se déplacer en nageant et en rampant (Fig. 16.15). La face aborale de la couronne porte un anneau de cirres mimant des racines qui s'accrochent au substrat lorsque l'animal est au repos. Les comatules nagent en battant des bras et rampent en utilisant les extrémités des bras comme points d'appui.

## Fonctions de maintenance

Circulation, échanges gazeux (respiration) et excrétion se réalisent comme chez les autres échinodermes. Pour la nutrition, les crinoïdes ont le comportement alimentaire de suspensivores qui capturent la nourriture à l'aide de leurs bras déployés. Un organisme planctonique est piégé en entrant en contact avec un podie puis la ciliature des sillons ambulacraires le conduit à la bouche. Ce mode de nutrition, différent de celui des autres échinodermes actuels, doit probablement correspondre à la fonction originelle du système aquifère.

Les crinoïdes sont dépourvus de l'anneau nerveux trouvé chez la plupart des échinodermes. À la place, une masse nerveuse, en forme de coupe, située à la base du calice, envoie des nerfs radiaires dans chaque bras et contrôle l'activité des podies et de la musculature.

## Reproduction et développement

Beaucoup de Crinoïdes sont dioïques comme les autres échinodermes. D'autres sont monoïques et différencient les gamètes mâles avant les gamètes femelles. Ce décalage temporel porte le nom de protandrie et entraîne obligatoirement une fécondation croisée. Les gamètes sont produits par l'épithélium germinal dans le cœlome et sont libérés après rupture de la paroi au niveau des bras. Certaines espèces pondent dans l'eau de mer où fécondation et développement se déroulent. D'autres espèces couvent les embryons sur la surface externe des bras. La métamorphose intervient après que les larves se soient attachées au substrat. Comme les autres échinodermes, les crinoïdes sont capables de régénérer des parties perdues.

### Synthèse de la section 16.7

Les lys de mer et les étoiles de plumes (ou comatules) sont les membres de la classe des Crinoïdes. Ce sont les plus primitifs des échinodermes actuels. Ils ont une couronne de bras connectée à un calice. Une tige ou pédoncule (lys des mers) ou des cirres (étoiles de plumes) assurent la fixation au substratum. Ils utilisent les bras et les podies dans un mode de nutrition suspensivore. Les organismes planctoniques sont piégés par les podies et transportés à la bouche par les mouvements ciliaires. La fécondation externe conduit au

développement d'un stade larvaire libre et nageur ou protégé par couvaison.

***En quoi le mode de nutrition des Crinoïdes est-il différent des modes pratiqués par les autres échinodermes ?***

## 16.8 Considérations phylogénétiques supplémentaires

### Compétences à acquérir

1. Expliquer pourquoi l'orientation de la bouche vers le bas, rencontrée chez la plupart des échinodermes, est considérée comme un état de caractère dérivé.
2. Décrire les relations évolutives entre les classes d'échinodermes.

Comme mentionné précédemment, les premières étapes de l'évolution des échinodermes font l'objet de débats. Les registres de fossiles n'ont pas permis de répondre de façon définitive à la question concernant le type ancestral de symétrie, la symétrie bilatérale ou la symétrie pentaradiaire. De tous les échinodermes vivant actuellement, les crinoïdes ressemblent le plus étroitement aux fossiles les plus anciens. Parce que les crinoïdes utilisent leur système aquifère dans la capture de la nourriture selon le mode suspensivore, plutôt que dans la locomotion, la fonction ancestrale de ce système devait être la nutrition. Comme les crinoïdes, les premiers échinodermes devaient avoir la bouche en position supérieure et devaient être attachés par leur face aborale. Ils devaient utiliser les bras et les podies pour piéger la nourriture puis la transférer à la bouche. L'endosquelette composé de cabonate de calcium a vraisemblablement évolué de manière à supporter les bras étendus filtreurs et protéger ces animaux qui sont peu ou pas vagiles.

Beaucoup d'échinodermes actuels sont plus mobiles. Ce mode de vie est probablement secondairement dérivé comme l'est l'orientation de la bouche vers le bas. Une telle orientation est avantageuse pour la prédation et la nécrophagie. De façon similaire, les modifications du système aquifère avec individualisation d'ampoules, de ventouses ou disques de succion et de tentacules peuvent être interprétées comme des adaptations à la locomotion et à la nutrition dans le cadre d'un style de vie plus actif. L'idée d'une acquisition secondaire d'un mode de vie plus libre est renforcée par l'observation de certains échinodermes comme les oursins irréguliers et les holothurides qui ont une symétrie bilatérale surimposée à la symétrie pentaradiaire.

Les relations évolutives entre les échinodermes ne sont pas claires. De nombreux fossiles datent de la période Cambrienne mais aucune interprétation des relations entre les formes vivantes et les échinodermes éteints n'est définitive. L'introduction des taxa éteints dans la systématique des échinodermes conduit à admettre l'existence d'une quinzaine ou plus de classes. La Figure 16.16 représente une interprétation possible des relations évolutives entre les classes actuelles (avec membres vivants) d'échinodermes. La ressemblance des crinoïdes avec les fossiles d'échinodermes les plus anciens et l'analyse des séquences d'ARN ribosomal et d'ADN mitochondrial apportent de solides arguments en faveur de la position basale des crinoïdes parmi les échinodermes actuels. La plupart des taxonomistes admettent que les échinides et les holothurides sont étroitement apparentés. Que les Ophiurides soient plus proches du lignage échinides/holothurides ou de celui des astérides est encore discuté.

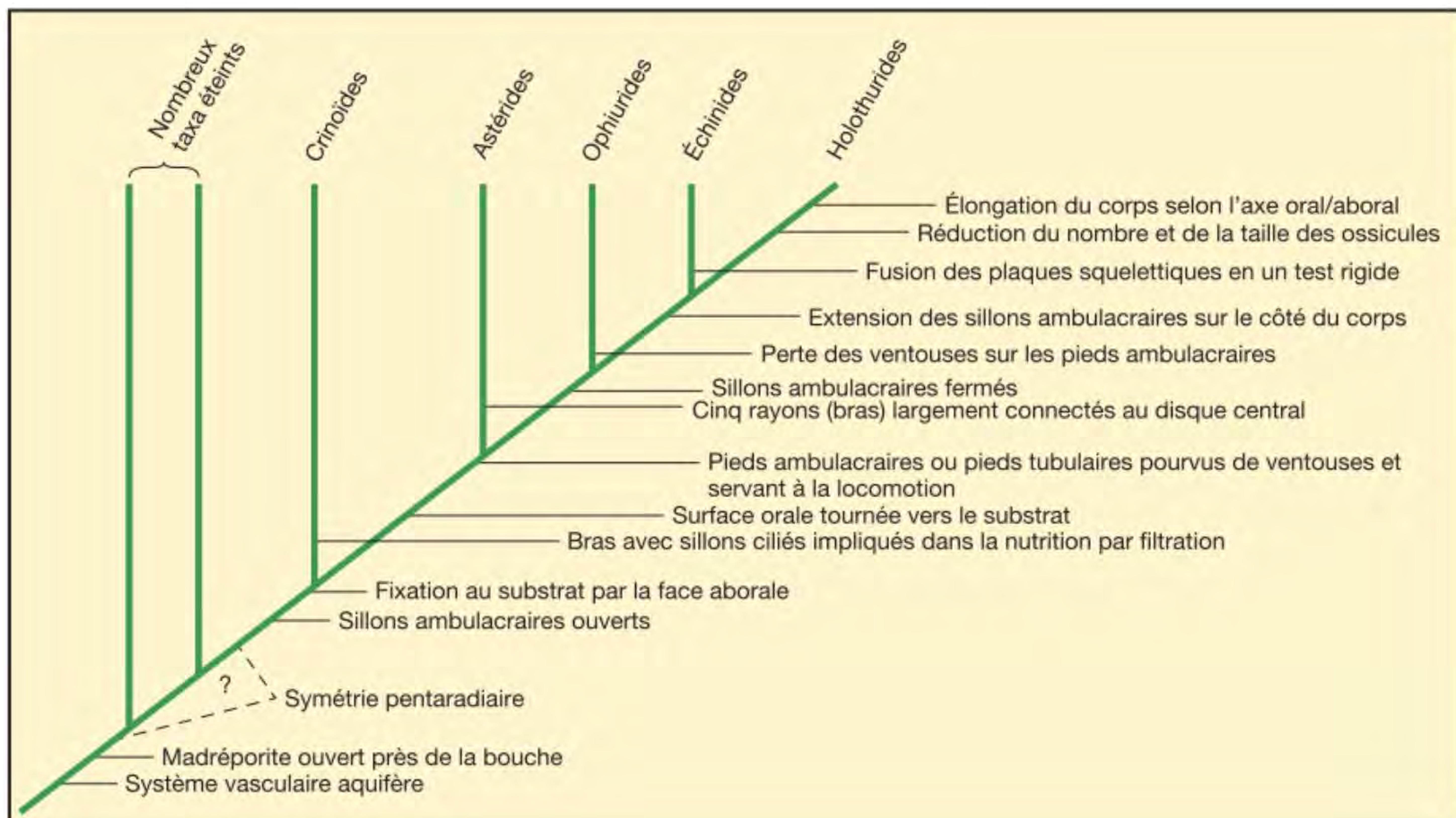



**FIGURE 16.16**

**Phylogénie des Échinodermes.** Les relations évolutives entre les Échinodermes ne sont pas claires. Le caractère ancestral ou non de la symétrie pentaradiaire est encore débattu. La plupart des zoologistes admettent que les Crinoïdes sont étroitement apparentés aux Échinodermes ancestraux. L'arbre proposé révèle une certaine distance entre les Astérides et les Ophiurides. Certains taxonomistes interprètent la forme à cinq rayons du corps comme une synapomorphie qui relie ces deux groupes à un seul lignage ancestral.




# ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

## Les concombres de mer mis en péril (*Isostichopus fuscus*)

### Statistiques vitales

**Classification :** Phylum des Échinodermes, classe des Holothurides

**Localisation :** Archipel des Galapagos

**Habitat :** Le plancher marin autour des îles Galapagos

**Nombre restant :** Inconnu

**Statut :** En danger

### Histoire naturelle et statut ecologique

*Isotichopus fuscus* est une des 14 espèces de concombres de mer originaires de l'Archipel des Galapagos (Figure 16.1). Les concombres de mer ont été appelés « vers de terre de la mer » parce qu'ils se nourrissent de détritus et retournent le fond à la manière des vers de terre. Les concombres de mer croissent lentement, de telle sorte que la reconstitution d'une population décimée réclame des décades.

Il y a une demande en hausse de concombres de mer sur les marchés asiatiques. Les muscles de *Isostichopus fuscus* sont servis dans les bars à sushi, des concombres séchés sont ajoutés aux soupes, aux sautés de végétaux et aux viandes, ou sont servis à part avec du riz comme mets d'un repas plus important. L'intestin est utilisé dans la préparation d'un plat gastronomique Japonais appelé konowata. Les vertus médicales supposées des concombres de mer sont le traitement des ulcères, des coupures, de l'arthrite ; ils sont également utilisés comme aphrodisiaques.

Quand la forte demande entraîne la décimation des populations de concombres de mer du Pacifique ouest, elle se déplace vers le Pacifique est. Depuis 1980, la récolte des concombres de mer a été une profession très lucrative le long des côtes de l'Amérique du Nord et du Sud. Elle s'effectue par dragage du fond à partir de bateaux ou par plongée (Figure 16.2). La récolte a commencé en 1988 le long de la côte Pacifique de l'Équateur et s'est étendue aux îles Galapagos début 1992. Face à la frénésie de pêche des « pepineros » (pêcheurs de concombres de mer), le gouvernement de l'Équateur a rapidement imposé une interdiction. Avant que cette interdiction ne soit mise en place, entre 12 et 30 millions d'animaux ont été récoltés dans les Galapagos. L'interdiction a été levée en 1993 et en deux mois 7 millions de concombres ont été pêchés – malgré un quota trimestriel fixé à 550 000. L'interdiction a été à nouveau établie en décembre 1994, mais elle est à peu près impossible à faire respecter à cause de l'absence de ressources et de l'étendue de l'océan qui doit être surveillée.

La récolte du concombre de mer a eu des effets dévastateurs sur les îles Galapagos et leurs habitants. Les îles abritent des centaines d'espèces uniques qui sont d'une valeur économique et scientifique



**FIGURE 16.1** La distribution de *Isostichopus fuscus* dans l'archipel des Galápagos.



(a)



(b)

**FIGURE 16.2 Récolte du concombre de mer.** (*a*) La récolte par les « pépinéros ». (*b*) *Isostichopus fuscus*.

**ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE** suite

inestimable. Elles attirent des milliers de touristes sur les îles chaque année et sont au centre de recherches menées par les scientifiques du monde entier. La pêche intensive menace non seulement les concombres de mer mais également l'existence de beaucoup d'autres espèces. Les pepineros coupent les arbres de la mangrove pour faire des feux et sécher les holothuries. Cela menace les marécages de la mangrove qui abritent les centaines d'espèces uniques de la mangrove. Les campements des pepinéros introduisent des espèces non natives comme les cochons sauvages ou sangliers, les chiens, les surmulots et les fourmis de feu dans les écosystèmes très fragiles des galapagos. La pêche intensive des concombres de mer a également entraîné un malaise social. Les conflits entre les pepineros, les conservateurs et le gouvernement Equatorien a souvent été à l'origine de violences. Un directeur de parc a été tué alors qu'il enquêtait sur des faits de braconnage des pepineros. Les tortues spécifiques des Galapagos ont été tuées pour protester contre les interdictions de pêche. Les protestataires pensent que le gouvernement et les conservateurs considèrent la survie des concombres de mer comme plus importante que la survie économique du peuple équatorien.

Ces problèmes illustrent la complexité des difficultés associées à la sauvegarde des animaux en danger. Ils doivent tenir compte des demandes de produits de ces animaux de la part de contrées éloignées, des intérêts économiques et de survie des populations humaines sur place, et des efforts de conservation à but scientifique. L'équilibre entre ces intérêts contradictoires réclame des approches multinationale et multidisciplinaire de la conservation. La conservation de la vie sauvage met en jeu beaucoup plus que la connaissance de la biologie de l'animal menacé !

### SYNTHÈSE DE LA SECTION 16.8

Les fossiles des échinodermes les plus anciens sont assez similaires aux membres de la classe des Crinoïdes. L'organisation structurale et fonctionnelle du système aquifère des crinoïdes correspond vraisemblablement à l'état ancestral. L'orientation de la bouche vers le bas de la plupart des échinodermes actuels est probablement une adaptation à un mode de vie de prédateur ou de nécrophage. Les Échinides et les Holothurides sont étroitement apparentés ; toutefois, d'autres relations évolutives à l'intérieur du phylum sont discutées.

***Pourquoi les crinoïdes sont-ils considérés comme le groupe d'échinodermes actuels le plus proche des échinodermes ancestraux ?***

## RÉSUMÉ

**16.1 Perspective évolutive**

Échinodermes, chordés et autres deutérostomes partagent une ascendance commune, mais éloignée. Les questions concernant l'évolution des caractéristiques des échinodermes comme par exemple la symétrie pentaradiaire sont encore sans réponse définitive.

**16.2 Caractéristiques des Échinodermes**

Les Échinodermes sont à symétrie pentaradiaire, ont un endosquelette constitué d'ossicules entrecroisés et composés de carbonate de calcium, ont un système vasculaire-aquifère qui intervient dans la locomotion, la capture de la nourriture, la fixation et les échanges avec l'environnement.

**16.3 Classe des Astérides**

Les membres de cette classe sont les étoiles de mer. Ce sont des prédateurs et des nécrophages et leurs bras fusionnent largement avec le disque central. Les étoiles de mer sont dioïques, la fécondation est externe, le développement conduit à l'individualisation des larves bipinnaria et branchiolaria planctoniques. Les étoiles de mer ont un remarquable pouvoir de régénération.

**16.4 Classe des Ophiurides**

Les ophiures (étoiles cassantes) et les étoiles paniers sont les représentants de cette classe. Les bras sont nettement démarqués du disque central. Les ophiurides sont dioïques. Les œufs, issus d'une fécondation externe, se développent librement dans le plancton ou sont couvés.

**16.5 Classe des Échinides**

La classe des Echinides renferme les oursins de mer, les oursins cardiaques et les dollars de sable. Ils ont une structure masticatrice spécialisée, la lanterne d'Aristote. La fécondation est externe, le développement produit une larve pluteus planctonique.

**16.6 Classe des Holothurides**

Les membres de cette classe sont les concombres de mer. Ils reposent sur un côté et sont allongés selon l'axe oral-aboral. La paroi du corps renferme des ossicules microscopiques. Beaucoup de concombres de mer s'éviscèrent quand ils sont perturbés. Les holothurides sont dioïques, la fécondation et le développement se déroulent dans le milieu extérieur.

**16.7 Classe des Crinoïdes**

Elle renferme les lys de mer et les étoiles à plumes (comatules). Les crinoïdes sont orientés face orale vers le haut et utilisent les bras et les podies pour une nutrition suspensivore. Ils sont dioïques, la fécondation et le développement sont externes.

**16.8 Considérations phylogénétiques supplémentaires**

L'évolution de la symétrie pentaradiaire est débattue. Le système vasculaire aquifère a évolué en relation avec la nutrition suspensivore. comme chez les crinoïdes actuels. Avec l'adoption d'un style de vie actif et mobile il s'est transformé pour assurer la locomotion en même temps que la bouche se positionnait vers le bas.

## Questions de révision sur les concepts

1. Les échinodermes sont _____________. Les groupes les plus proches sont les____________________
   a. ecdysozoaires ; arthropodes
   b. deutérostomes, annélides
   c. deutérostomes ; chordés
   d. lophotrochozoaires ; mollusques
2. Les caractéristiques qui suivent définissent les échinodermes, à l'exception d'une. Laquelle ?
   a. Endosquelette calcaire
   b. Symétrie pentaradiaire
   c. Système vasculaire aquifère
   d. Système nerveux central avec cerveau antérieur
3. De fins replis de la paroi du corps qui sont impliqués, chez les échinodermes, dans les échanges gazeux sont appelés
   a. branchies dermiques.
   b. replis hémaux.
   c. tubes pédieux ou podies.
   d. ossicules.
4. Les étoiles de mer sont les représentants de la classe des
   a. Astérides.
   b. Holothurides.
   c. Crinoïdes.
   d. Échinides.
5. La classe des ________________ a des membres caractérisés par des bras longs qui se démarquent nettement du disque central et des podies sans disque de succion.
   a. Astérides
   b. Holothurides
   c. Crinoïdes
   d. Échinides
   e. Ophiurides

## Questions d'analyse et d'application

1. Qu'est-ce que la symétrie pentaradiaire et en quoi est-elle adaptative pour les échinodermes ?
2. Comparez et faites ressortir les différences dans la structure et la fonction du système aquifère des astérides, ophiurides, échinides, holothurides et crinoïdes.
3. Dans lequel des groupes de la question 2 le système aquifère est-il probablement, dans sa forme et sa fonction, plus proche de celui des conditions ancestrales ? Expliquez votre réponse.
4. Quel est le processus physique responsable des échanges gazeux et de l'excrétion chez tous les échinodermes ? Quelles structures facilitent ces échanges dans chacune des classes ?



# 17

# Hémichordés et Chordés invertébrés

## 17.1 Perspective évolutive

### Compétence à acquérir

1. Décrire les relations évolutives établies entre les Hémichordés et les Chordés et les autres phyla d'animaux.

Certains représentants de l'un des phyla décrits dans ce chapitre vous sont plus familiers que ceux de n'importe quel autre groupe d'animaux. Cette familiarité n'est pas sans raison, puisque vous faites partie de l'un de ces phyla, celui des Chordés. D'autres représentants de ces phyla, par contre, sont beaucoup moins familiers. Au cours d'une promenade sur une plage à marée basse, vous pouvez remarquer des déjections enroulées (sable, vase et excréments) à l'ouverture de tunnels en forme de U. En creusant à ces endroits vous révélez la présence d'un animal vermiforme qui est un des membres d'un petit phylum, celui des Hémichordés. D'autres membres de ce phylum sont des filtreurs, peu familiers également, appelés ptérobranches.

Toujours sur la plage, vous pouvez aussi apercevoir des animaux accrochés aux rochers découverts à marée basse. À première vue, vous pourriez les décrire comme des masses gélatineuses pourvues de deux ouvertures à l'extrémité non fixée. Certains sont isolés, solitaires ; d'autres sont regroupés en colonies. Si vous les attrapez, vous pouvez être récompensé par un jet d'eau expulsé de leurs ouvertures. Une observation superficielle ne met pas en évidence que ces petits filtreurs, appelés tuniciers, sont des chordés. Des études détaillées, toutefois, ont confirmé cette conclusion. Les tuniciers et le petit groupe des céphalochordés qui ressemblent à des poissons sont dénommés chordés invertébrés car ils sont dépourvus de colonne vertébrale (Figure 17.1).

### Relations phylogénétiques

Les Hémichordés et les Chordés partagent avec les échinodermes les caractéristiques de deutérostomiens. La plupart des zoologistes, en conséquence, pensent que les ancêtres de ces phyla dérivent d'un ancêtre deutérostome commun (*voir Figure 17.1*). Les chordés sont caractérisés par un tube neural dorsal, une notochorde (ou chorde dorsale N. d. T.), des fentes ou poches pharyngiennes, une queue postanale, et un endostyle ou glande thyroïde. Quelques hémichordés possèdent également des fentes pharyngiennes et un système nerveux dorsal ce qui a permis à certains d'envisager une parenté étroite entre Hémichordés et Chordés. Comme cela sera discuté plus loin, des arguments récents suggèrent que les hémichordés sont plus proches des Échinodermes.

## Plan du chapitre

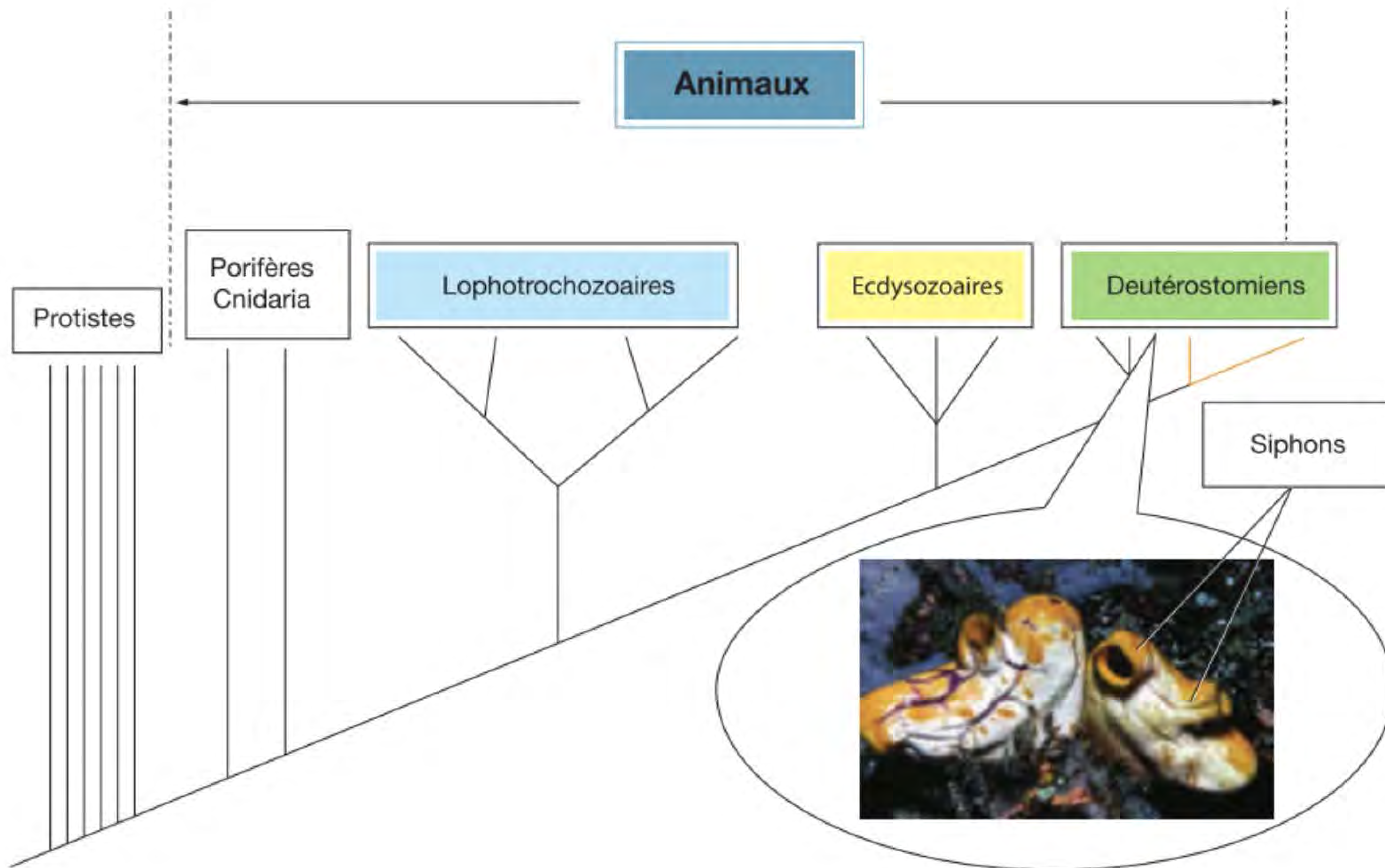



**FIGURE 17.1**

**Relations évolutives des Hémichordés et des Chordés avec les autres animaux.** La figure propose une interprétation des relations supposées établies entre les Hémichordés et les Chordés avec les autres membres du règne animal (*voir intérieur de la page de couverture*). Elles sont basées sur les données de la biologie du développement et la biologie moléculaire. Les Hémichordés et les Chordés sont placés parmi les Deutérostomiens avec les Échinodermes et d'autres. Ce tunicier, ou ascidie (*Polycarpa aurata*), est un chordé invertébré fixé au substrat dans les milieux marins. Noter la présence de deux siphons qui assurent la circulation d'eau à travers un appareil de capture de la nourriture par filtration.

### Synthèse de la section 17.1

Hémichordés et Chordés dérivent, avec les Échinodermes, d'un ancêtre deutérostomien commun. Hémichordés et Échinodermes sont plus étroitement apparentés que ne l'est chacun d'eux avec les Chordés.

***Quelles sont les cinq caractéristiques fondamentales des membres du phylum des Chordés ?***

## 17.2 Phylum des Hémichordés

### Compétences à acquérir

1. Décrire les caractéristiques des membres du phylum des Hémichordés.
2. Comparer la forme du corps et les comportements alimentaires des membres des Entéropneustes et des Ptérobranches.

Le phylum des Hémichordés (Gr.*hemi*, moitié + L. *chorda*, corde) comprend les vers à gland (classe des Entéropneustes) et les Ptérobranches (classe des Ptérobranches) (Tableau 17.1). Les membres de ces deux classes vivent dans ou sur les sédiments marins.

Les principales caractéristiques de ce phylum sont :

1. Animaux marins, deutérostomes dont le corps est subdivisé en trois régions : proboscis, collier et tronc ; cœlome divisé en trois cavités (cœlome tripartite)
2. Fentes pharyngiennes ciliées
3. Système circulatoire ouvert
4. Tube digestif complet
5. Système nerveux dorsal, parfois tubulaire

### Classe des Entéropneustes

Les entéropneustes (Gr. *entero*, intestin + *pneustikos*, pour respirer) sont des vers marins dont la taille moyenne se situe habituellement entre 10 et 40 cm, bien que certains puissent atteindre 2 m. Les zoologistes en ont décrit 70 espèces dont la plupart occupent des galeries en forme de U creusés dans le sable et la vase situés à la limite entre la haute et la basse marée. Leur nom commun – vers à gland – vient de l'aspect du proboscis, qui se présente comme une projection courte, conique à l'extrémité antérieure du corps. Un collier en forme d'anneau fait suite au proboscis et un tronc allongé constitue la troisième subdivision du corps (Figure 17.2). Chacune des trois régions renferme une cavité cœlomique (*voir Figure 17.2*). Le cœlome tripartite est un trait de caractère que les hémichordés partagent avec les échinodermes. Un épiderme cilié et des cellules glandulaires recouvrent le corps. La bouche est ventrale, située

## TABLEAU 17.1
### Classification des Hémichordés et des Chordés

**Phylum des Hémichordés***

Largement distribués dans les eaux marines tropicales peu profondes et dans les eaux froides profondes ; corps mou et forme d'un ver ; système nerveux épidermique diffus ; la plupart avec des fentes pharyngiennes.

**Classe des Entéropneustes**

Eaux peu profondes ; animaux ayant la forme de vers ; habitent des galeries sur les rivages de sable ; corps divisé en trois régions : proboscis, collier et tronc. Vers à gland (*Balanoglossus*, *Saccoglossus*). Environ 75 espèces.

**Classe des Ptérobranches**

Avec ou sans fentes pharyngiennes ; deux bras ou plus ; souvent coloniaux, vivant dans des tubes sécrétés. *Rhabdopleura*. Environ 20 espèces.

**Phylum des Chordés**

Occupent une grande variété d'habitats marins, d'eau douce et terrestres. Une notochorde, des fentes pharyngiennes, un tube nerveux dorsal, une queue postanale, et un endostyle ou une glande thyroïde sont présents à un moment donné dans la vie de tous les chordés. Environ 45 000 espèces.

**Sous-phylum des Urochordés**

Notochorde, tube nerveux et queue postanale présents seulement chez les larves menant une vie libre nageuse ; adultes sessiles, ou occasionnellement planctoniques, et enfermés dans une tunique qui contient de la cellulose ; marins. Tuniciers.

**Classe des Ascidies**

Tous sessiles à l'état adulte ; solitaires ou coloniaux ; membres des colonies reliés par des stolons. Ascidies (*Ascidia*, *Ciona*).

**Classe des Appendiculaires (Larvacés)**

Planctoniques ; adultes avec queue et notochorde ; pas de tunique cellulosique ; épiderme qui sécrète une enveloppe gélatineuse. Appendiculaires (*Fritillaria*).

**Classe des Thaliacés**

Planctoniques ; adultes dépourvus de queue et ayant la forme de tonnelets ; ouvertures orale et atriale aux extrémités opposées de la tunique ; contractions musculaires de la paroi qui contrôlent les courants d'eaux. Salpes (*Salpa*, *Thetys*).

**Sous-phylum des Céphalochordés**

Corps comprimé latéralement et transparent ; aspect de poisson ; les cinq caractéristiques des chordés persistent toute la vie. Amphioxus (*Branchiostoma*). Environ 45 espèces.

**Sous-phylum des Crâniates ****

Crâne qui entoure le cerveau, les organes olfactifs, les yeux, et l'oreille interne. Un tissu embryonnaire unique, les crêtes neurales, participe à la formation de nombreuses structures adultes incluant des cellules nerveuses sensorielles, et quelques éléments du squelette et du tissu conjonctif.

**Infraphylum des Hyperotrètes**

Allure de poisson ; crâne formé de barres cartilagineuses ; sans mâchoires ; pas d'appendices pairs ; bouche entourée de 4 paires de tentacules ; sacs olfactifs ouverts dans la cavité buccale ; 5 à 15 paires de fentes pharyngiennes ; glandes à mucus en position ventro-latérale. Myxines.

**Infraphylum des Vertébrés**

Notochorde, tube neural, queue postanale et fentes pharyngiennes présents au moins aux stades embryonnaires ; vertèbres entourant le tube neural et servant d'axe squelettique primaire.

**Classe des Petromyzontides**

Allure de poisson ; agnathes ; squelette cartilagineux ; bouche en ventouse munie de dents et d'une langue râpeuse. Lamproies.

**Classe des Chondrichthyens**

Allure de poisson ; mâchoires ; appendices pairs et squelette cartilagineux, pas de vessie natatoire. Raies et requins.

**Classe des Actinoptérygiens**

Poissons osseux à nageoires paires supportées par des rayons dermiques ; régions basales des nageoires paires pas particulièrement musculaires, nageoire caudale à lobes supérieur et inférieur approximativement équivalents (nageoire homocerque) ; sacs olfactifs aveugles ; sacs pneumatiques qui fonctionnent comme vessie natatoire. Poissons à nageoires rayonnées.

**Classe des Sarcoptérygiens**

Poissons osseux à nageoires paires pourvues de lobes musculaires ; sacs pneumatiques qui fonctionnent comme des poumons ; oreillette et ventricule au moins partiellement divisés. Dipneustes, cœlacanthes et tétrapodes. ***

**Classe des Amphibiens**

Peau avec des sécrétions muqueuses ; possèdent des poumons et /ou des branchies ; peau humide qui joue le rôle d'organe respiratoire, stades de développement aquatiques suivis d'une métamorphose en formes juvéniles ou adultes. Grenouilles, crapauds et salamandres.

**Classe des Reptiles**

Peau sèche avec écailles épidermiques **;** œufs amniotiques ; développement embryonnaire terrestre. Serpents, lézards, alligators.

**Classe des Oiseaux**

Plumes utilisés pour le vol (ailes recouvertes de plumes N. d. T.) ; régulation efficace de la température du corps (endothermie) ; œufs amniotiques. Oiseaux.

**Classe des Mammifères**

Corps recouvert au moins partiellement par des poils ; endothermie ; petits nourris par les sécrétions des glandes mammaires (mammifères = mamelles N. d. T.) ; œufs amniotiques. Mammifères.

* Certaines autorités scientifiques incluent une troisième classe, celle des Planctosphéridés, représentée par une seule espèce planctonique (*Planctosphaera pelagica*).
** Les membres des Crâniates sont traités dans les Chapitres 18 à 22.
*** Strictement parlant, les quatre classes suivantes de tétrapodes devraient être placées à l'intérieur des Sarcoptérygiens (*voir Chapitres 18 et 19*).

entre le proboscis et le collier. Des fentes pharyngiennes, en nombre variable, jusqu'à plusieurs centaines, sont positionnées latéralement le long du tronc. Elles mettent en relation la région antérieure du tube digestif avec l'extérieur. Un petit diverticule du tube digestif, désigné comme diverticule buccal, se prolonge dans le proboscis. Sa présence est une synapomorphie qui unifie les Entéropneustes et les Ptérobranches à l'intérieur des Hémichordés (*voir Figure 17.10*) (N. d. T. ce diverticule est encore appelé stomochorde et les hémichordés, dans certains ouvrages, portent également le nom de stomochordés. Cette structure, diverticule buccal ou stomochorde, est d'origine endodermique et n'est donc pas homologue de la chorde qui définit les chordés, laquelle est d'origine mésodermique).

## Fonctions de maintenance

Les cils et le mucus participent à la nutrition des vers à gland. Les détritus et autres particules adhèrent au proboscis recouvert de mucus (N. d. T. les entéropneustes ont le comportement alimentaire de détritivores). Des rangées de cils transportent la nourriture enrobée de mucus postérieurement et ventralement. Les bandes ciliées convergent vers la bouche et façonnent un cordon muqueux qui pénètre dans la bouche. Quelques substances piégées sont expulsées du cordon par une pression du proboscis sur le collier. Les rangées de cils présentes sur le collier et le tronc transportent le matériel rejeté vers l'arrière où il est éliminé.

Le tractus digestif est un tube simple. Les enzymes digestives sont produites par des diverticules appelés sacs hépatiques Le ver allonge sa partie postérieure hors du tunnel durant la défécation. À marée basse, le matériel fécal se présente sous la forme de tortillons à proximité des ouvertures des tunnels.

Le système nerveux est d'origine ectodermique et se localise à la base de l'épiderme cilié. Il comprend des cordons nerveux dorsal et ventral et un réseau épithélial de cellules nerveuses ou plexsus nerveux. Chez quelques espèces, le cordon dorsal est tubulaire et contient habituellement des fibres nerveuses géantes qui transmettent rapidement les impulsions. Il n'y a pas de ganglion majeur. Des récepteurs sensoriels non spécialisés sont largement distribués sur tout le corps.

Les vers à gland étant de petite taille, les gaz respiratoires et les déchets du métabolisme azoté (principalement l'ammoniac) sont vraisemblablement échangés par diffusion au travers de la paroi du corps. Les gaz respiratoires le sont, en plus, au niveau des fentes pharyngiennes. Les cils associés aux fentes assurent la circulation de l'eau de la bouche vers les fentes et l'extérieur. Au niveau des fentes les gaz diffusent entre l'eau et les sinus sanguins qui entourent le pharynx.

Le système circulatoire des entéropneustes comprend un vaisseau dorsal et un vaisseau ventral contractiles. Le sang se déplace antérieurement dans le vaisseau dorsal et en direction opposée dans le vaisseau ventral. Des branches issues de ces vaisseaux se rendent à des sinus ouverts. Le sang qui s'écoule antérieurement traverse une série de sinus sanguins dont l'ensemble constitue le glomérule, à la base du proboscis. Les déchets à excréter peuvent être filtrés au niveau du glomérule, passer dans le cœlome du proboscis et être évacués par un ou deux pores présents dans la paroi du proboscis. Le sang des vers à gland est incolore, dépourvu d'éléments cellulaires et distribue les nutriments et les déchets.

## Reproduction et développement

Les entéropneustes sont dioïques. Les gonades sont disposées en deux rangées dans la paroi du corps au niveau de la région antérieure du tronc et chaque gonade s'ouvre séparément à l'extérieur. La fécondation est externe. La ponte d'un individu induit celle des autres, comportement qui suggère l'émission de phéromones. Les larves, ciliées, appelées **tornaria**, vivent dans le plancton pendant plusieurs jours ou quelques semaines. Elles tombent ensuite sur le substratum et se métamorphosent progressivement en adultes (Figure 17.3). La similarité entre la larve tornaria et les larves des échinodermes est un argument supplémentaire qui témoigne du lien évolutif étroit entre les hémichordés et les échinodermes (*voir Figure 16.6*).

# Classe des Ptérobranches

Les Ptérobranches (Gr. *pteron*, aile ou plume + *branchia*, branchies) forment une petite classe d'hémichordés peuplant les eaux océaniques profondes de l'Hémisphère Sud. Quelques-uns vivent dans les eaux côtières d'Europe et dans les eaux peu profondes des Bermudes. Les zoologistes en ont décrit environ 20 espèces.

Les ptérobranches sont de petits animaux, de 0,1 à 5 mm. La plupart vivent dans des tubes sécrétés dans les colonies constituées

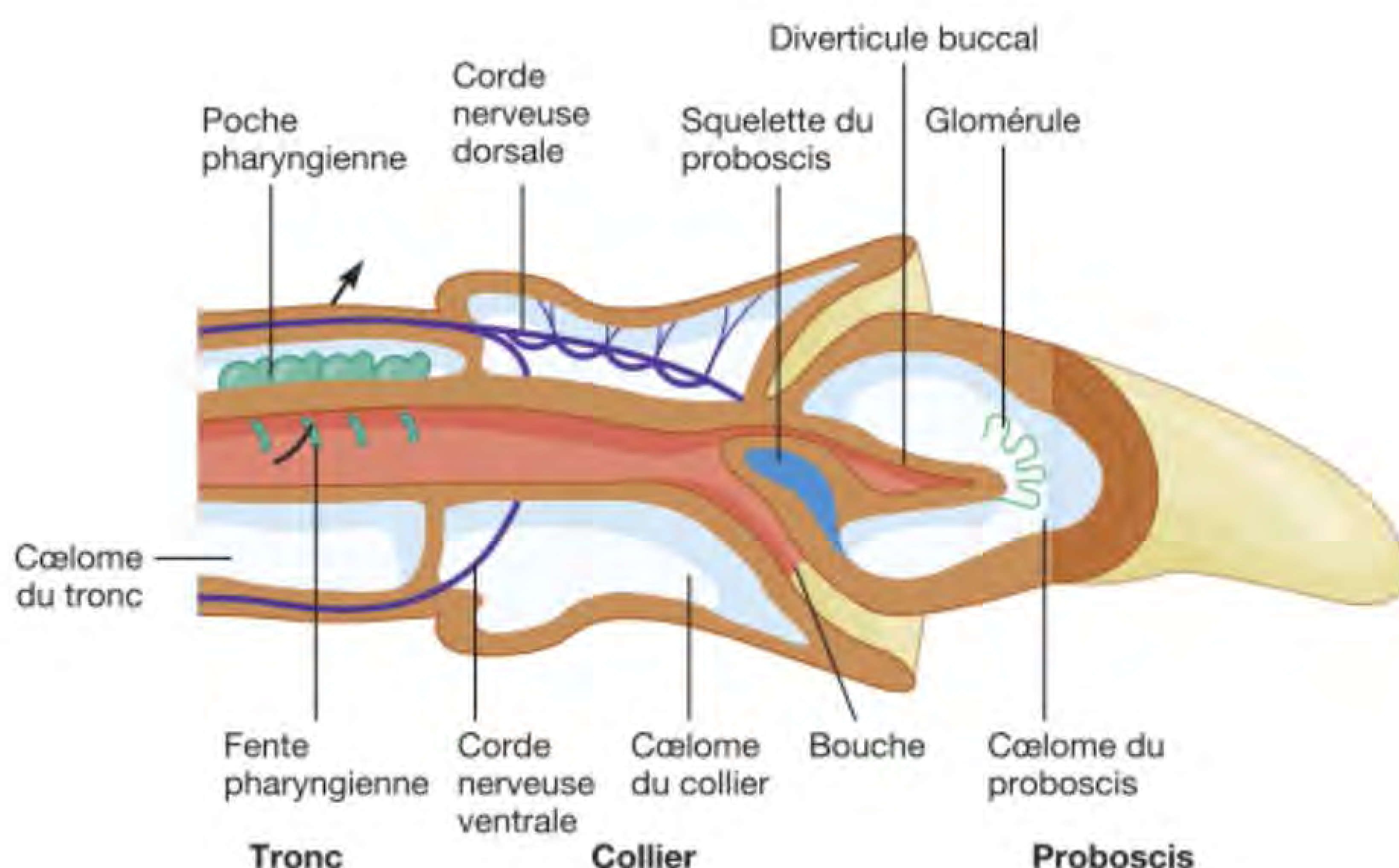



**FIGURE 17.2**

**Classe des Entéropneustes.** Section longitudinale montrant les proboscis, le collier, la région pharyngienne et les structures internes. La flèche noire correspond au trajet de l'eau au travers d'une fente pharyngienne.

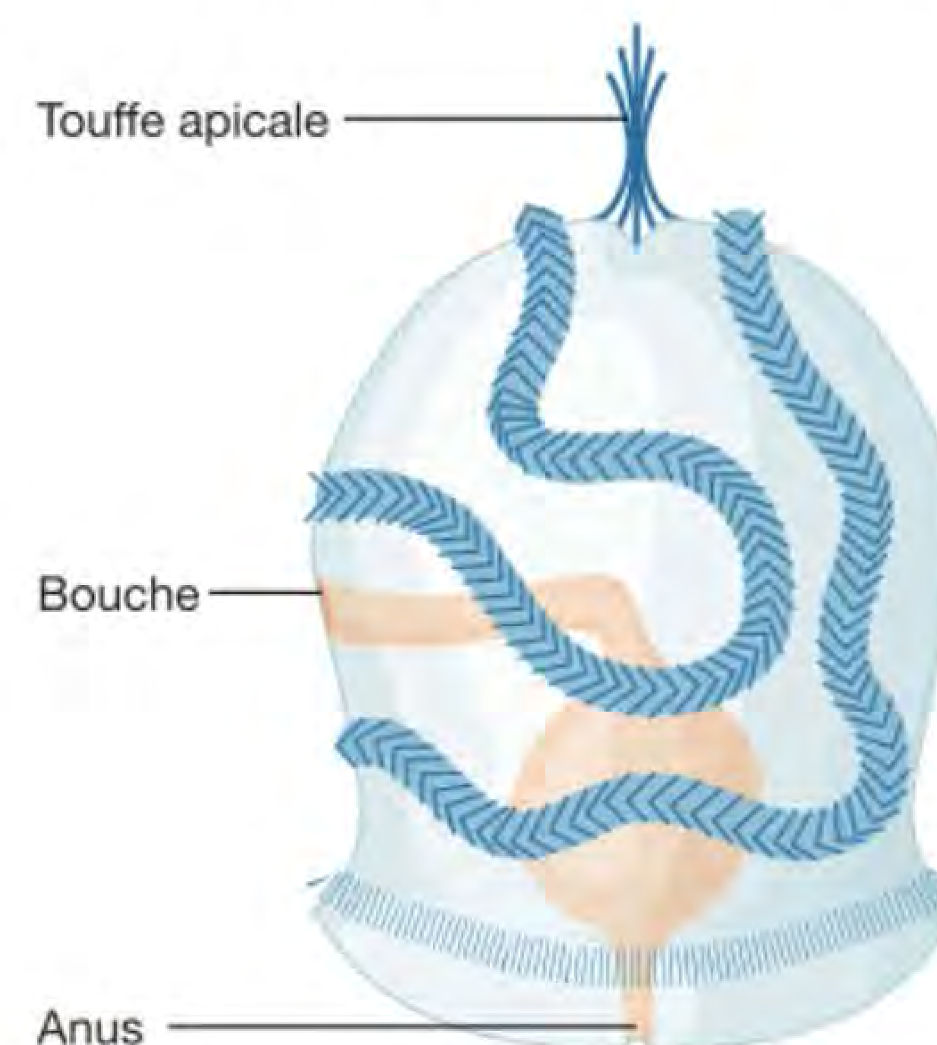



**FIGURE 17.3**

**Larve Tornaria d'un Entéropneuste (*Balanoglossus*).** La larve, bien développée, se dépose sur un substrat convenable et commence à fouir et à s'allonger (1 mm). *Voir Figure 16.6* pour une comparaison avec les stades larvaires des Échinodermes.

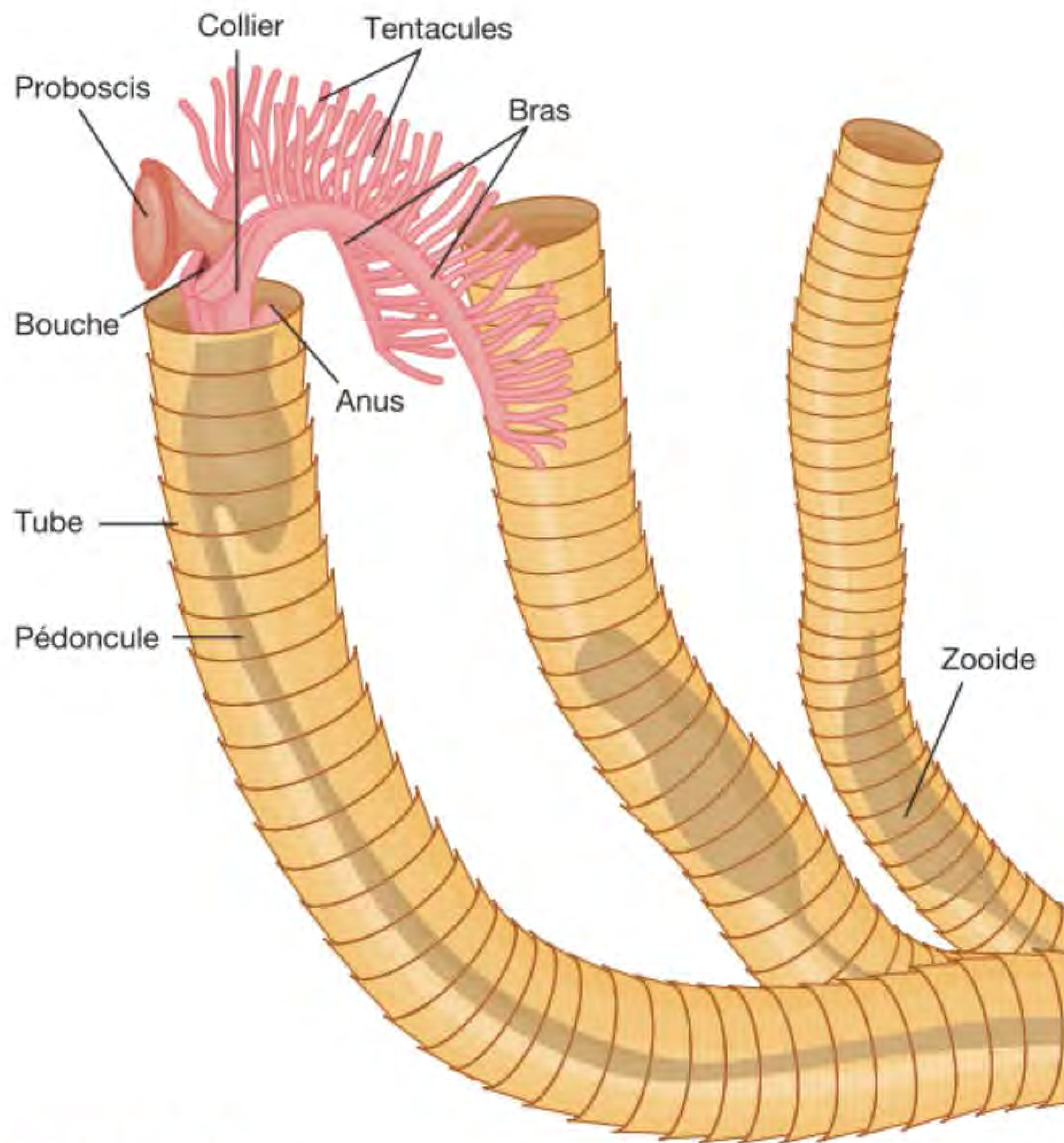



**FIGURE 17.4**

**Structure externe du Ptérobranche *Rhabdopleura*.** Des rangées de cils sur les tentacules et les bras dirigent les particules nutritives vers la bouche (5 mm).

par reproduction asexuée. Le corps des ptérobranches, comme celui des entéropneustes, est subdivisé en trois régions. Le proboscis est élargi et a la forme d'un bouclier (Figure 17.4). Il sécrète le tube et favorise les mouvements à l'intérieur du tube. Le collier est pourvu de deux à neuf bras porteurs de nombreux tentacules ciliés (N. d. T. Le terme de lophophore est utilisé, dans certains ouvrages, pour désigner l'ensemble des tentacules. Il est très discutable. Le lophophore définit les lophophorates et correspond à une couronne de tentacules qui entoure la bouche, ce qui n'est pas le cas chez les Ptérobranches). Le tronc est recourbé en U.

### *Fonctions de maintenance*

Les ptérobranches utilisent les courants d'eau créés par les cils des bras et des tentacules pour filtrer la nourriture. Les cils piègent les particules alimentaires qu'ils transportent vers la bouche. Bien qu'un genre soit pourvu d'une paire de fentes branchiales, les structures respiratoires et excrétrices ne sont pas nécessaires pour des animaux de si petite taille et gaz et déchets sont échangés par diffusion.

### *Reproduction et développement*

La reproduction asexuée par bourgeonnement est commune chez les ptérobranches et est à l'origine de la formation des colonies. Les ptérobranches possèdent également une ou deux gonades dans la région antérieure du tronc. La plupart des espèces sont dioïques et la fécondation, externe, conduit au développement d'une larve comparable à une planula qui vit, pendant un certain temps, dans le tube de la femelle. Cette larve, qui ne se nourrit pas, quitte éventuellement le tube, tombe sur le fond, forme un cocon et se métamorphose.

### Synthèse section 17.2

Le phylum des Hémichordés comprend la classe des Entéropneustes et celle des Ptérobranches. Les entéropneustes vivent dans des galeries en forme de U creusées dans les substrats sablonneux ou vaseux de la zone intertidale. Ils se nourrissent de détritus qui s'accrochent à leur proboscis conique. La reproduction implique une fécondation externe et le développement d'une larve tornaria planctonique. Les ptérobranches vivent dans des tubes qu'ils sécrètent, dans les eaux marines généralement peu profondes. Ils filtrent la nourriture à l'aide de leurs bras et de leurs tentacules ciliés. Le bourgeonnement asexué et la fécondation externe suivie du développement d'un stade larvaire semblable à une planula sont les formes communes de reproduction.

***En quoi les stades larvaires des entéropneustes sont-ils similaires à ceux trouvés chez les échinodermes ? Pourquoi ces similarités sont-elles importantes ?***

## 17.3 Phylum des Chordés

### Compétences à acquérir

1. Décrire les cinq caractéristiques propres aux membres du phylum des Chordés.
2. Comparer les tuniciers adultes à la forme générale du corps des chordés.
3. Comparer les céphalochordés adultes à la forme générale du corps des chordés.

Bien que le phylum des Chordés (L. *chorda*, corde) ne renferme pas un nombre particulièrement élevé d'espèces (environ 45 000), ses membres se sont adaptés avec succès aux environnements aquatiques et terrestres dans le monde entier. Les ascidies, membres du sous-phylum des Urochordés, sont brièvement décrits dans la « Perspective évolutive » qui ouvre ce chapitre. D'autres chordés incluent les lancelets (sous-phylum des Céphalochordés) et les vertébrés (sous-phylum des Vertébrés) (*voir Tableau 17.1*). Les caractéristiques du phylum des Chordés sont :

1. Animaux à symétrie bilatérale, deutérostomiens
2. Définis par une combinaison unique de cinq caractères présents à certains stades du développement : notochorde, fentes ou poches pharyngiennes, tube nerveux dorsal, queue postanale et présence d'un endostyle ou d'une glande thyroïde.
3. Tractus digestif complet
4. Vaisseau sanguin ventral contractile (cœur)

La combinaison des cinq caractères mentionnés en 2 est propre aux chordés et est discutée dans les paragraphes qui suivent (Figure 17.5).

Le nom du phylum fait référence à la **notochorde** (Gr. *noton*, le dos + L. *chorda*, corde), tige de support qui s'étend sur toute la longueur de l'animal, dorsalement par rapport à la cavité corporelle et dans la queue. Elle est constituée d'une gaine de tissu conjonctif qui entoure des cellules dont chacune contient une grande vacuole remplie de liquide. Cet arrangement donne à la notochorde une certaine turgescence qui empêche la compression le long de l'axe antéro-postérieur. En même temps, la chorde est suffisamment flexible pour permettre la courbure latérale du corps ainsi que les ondulations latérales d'un poisson en train de nager. Chez la plupart

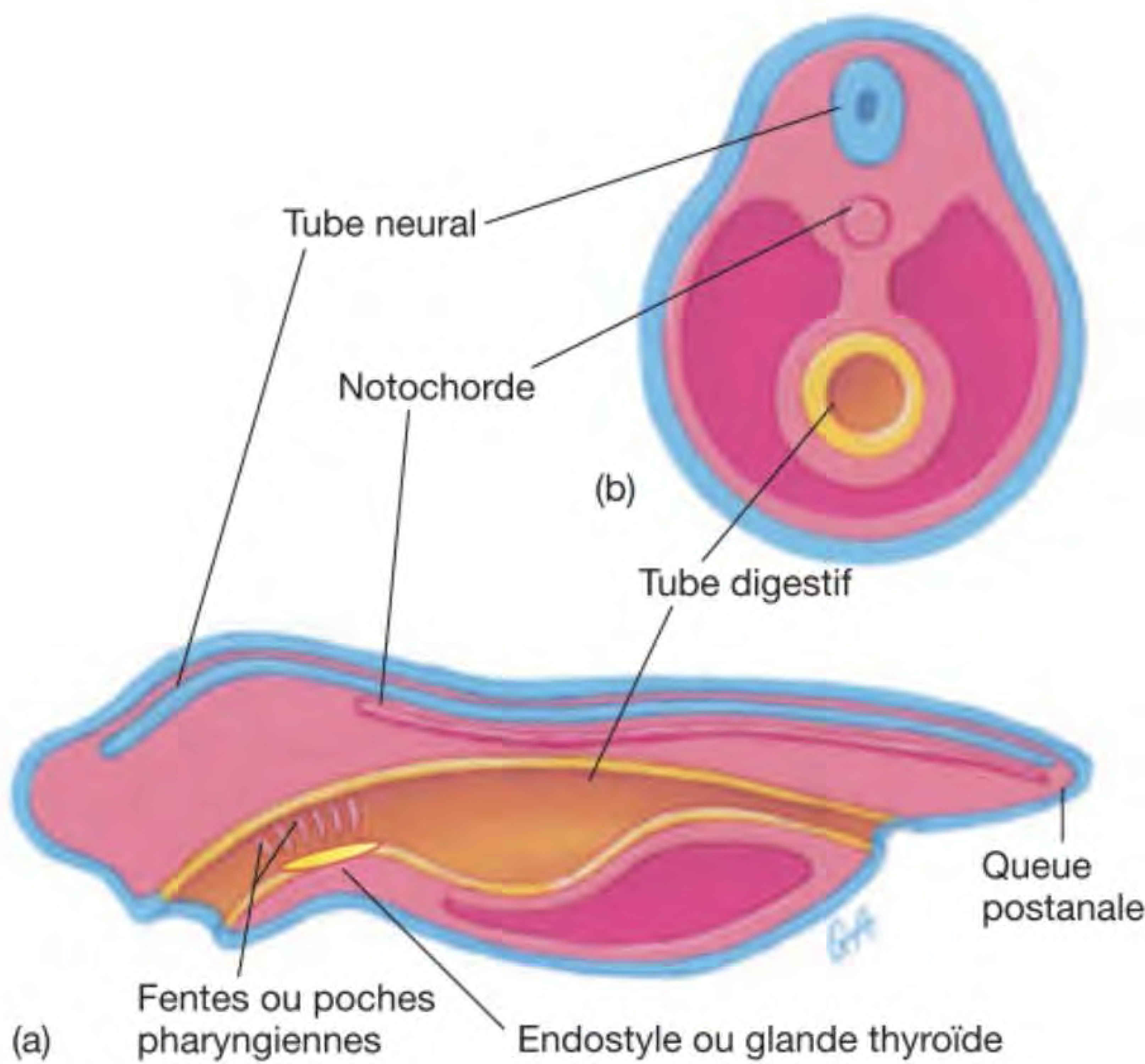



**FIGURE 17.5**

**Plan d'organisation du Chordé.** Le développement de tous les chordés implique la formation d'un tube neural, d'une notochorde, de fentes ou poches pharyngiennes, d'une queue postanale et d'un endostyle ou d'une glande thyroïde. Les dérivés des trois feuillets embryonnaires sont présents. (*a*) Vue latérale. (*b*) Section transversale.

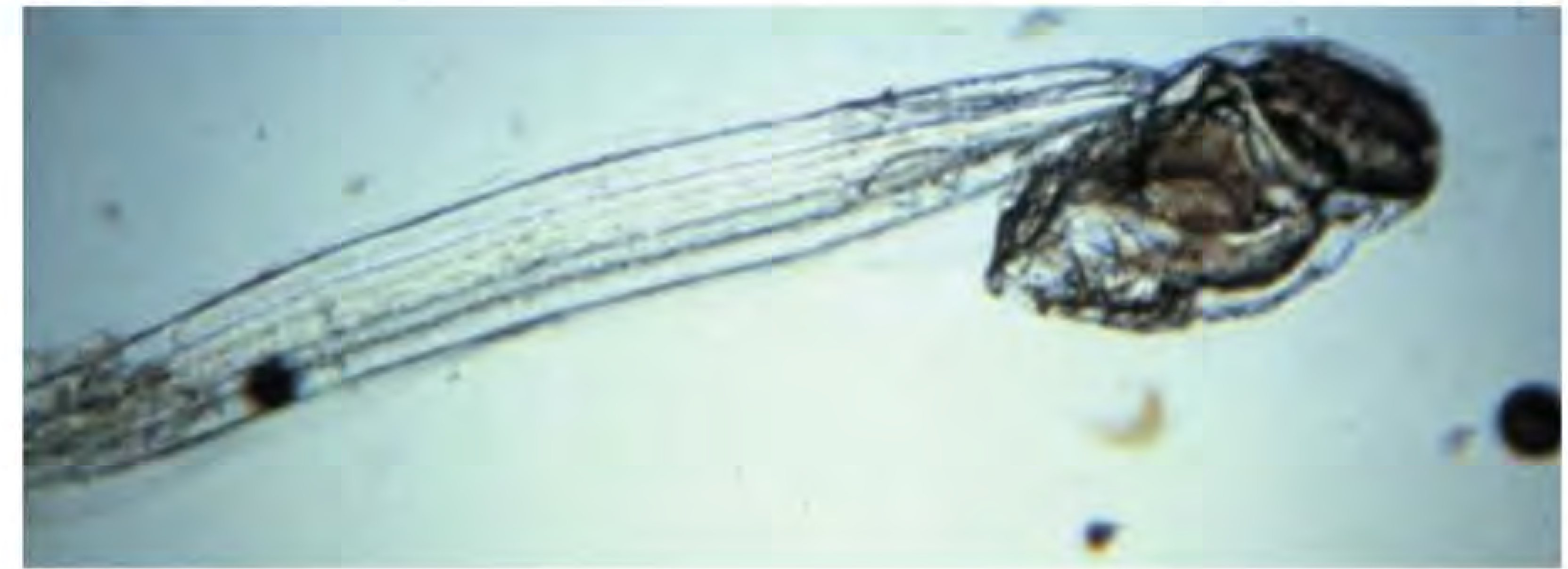
des vertébrés adultes, le cartilage ou l'os remplace partiellement ou totalement la notochorde.

Les **fentes pharyngiennes**, comme cela a déjà été précisé, sont des ouvertures qui mettent en relation la région pharyngienne donc antérieure du tractus digestif avec le milieu extérieur. Chez certains chordés, des diverticules formés à ce niveau ne se percent pas et ne communiquent pas avec l'extérieur. Ils portent le nom de poches pharyngiennes. Les premiers chordés utilisaient les fentes branchiales pour filtrer la nourriture ; quelques chordés actuels les utilisent encore ainsi. D'autres chordés ont différencié des branchies dans les poches pharyngiennes pour assurer les échanges gazeux respiratoires. Les fentes pharyngiennes des vertébrés terrestres sont des structures essentiellement embryonnaires et peuvent être incomplètes.

Le **tube neural (la corde nerveuse tubulaire)** et les structures qui lui sont associées ont largement contribué au succès des chordés. Il court tout le long de l'axe longitudinal du corps, en position dorsale par rapport à la chorde et, généralement, s'élargit antérieurement en un cerveau. Ce système nerveux central est associé au développement de systèmes complexes impliqués dans la perception sensorielle, l'intégration et les réponses motrices.

La quatrième caractéristique des chordés est l'individualisation d'une **queue postanale**. (Elle prolonge le corps en arrière de l'orifice anal). La notochorde ou la colonne vertébrale est l'axe squelettique de la queue.

L'**endostyle** ou la **glande thyroïde** est le cinquième caractère qui définit les chordés. L'endostyle est une gouttière présente dans la région ventrale des tuniciers, céphalochordés et formes larvaires des lamproies. Il sécrète du mucus qui piège les particules alimentaires filtrées. Chez les lamproies adultes et d'autres chordés, l'endostyle est à l'origine d'une structure endocrine, la glande thyroïde (*voir « Que savons nous sur l'évolution de la glande thyroïde à partir de l'endostyle ? » p. 306*).



(a)



(b)

**FIGURE 17.6**

**Sous-phylum des Urochordés.** (*a*) Les membres de la classe des Appendiculaires sont planctoniques et ont une queue et une notochorde qui persistent chez l'adulte. (*b*) Les thaliacés ou salpes, sont des Urochordés planctoniques qui ont la forme de tonnelets. Les siphons oral et atrial sont aux extrémités opposées du corps et les muscles de la paroi du corps se contractent pour créer une sorte de faible jet de propulsion.

## Sous-phylum des Urochordés

Les Urochordés (Gr. *uro*, queue + L. *chorda*, corde) sont les tuniciers. Les ascidies en représentent la classe la plus importante (*voir Tableau 17.1*). Les adultes sont sessiles, solitaires ou coloniaux. Les appendiculaires et les thaliacés adultes sont planctoniques (Figure 17.6). Dans certaines localités, le nombre de tuniciers est tel qu'ils sont considérés comme la forme de vie dominante.

Les Urochordés sessiles, dont le corps a la forme d'un sac, sont fixés aux rochers, aux pilotis, à la coque des navires out autre support solide. L'extrémité libre présente deux siphons qui assurent la circulation de l'eau dans le corps. L'un, le siphon oral, celui par lequel l'eau entre, est généralement directement opposé à l'extrémité attachée de l'ascidie (Figure 17.7). Il joue également le rôle de bouche. Le second ou siphon atrial est l'ouverture de sortie de l'eau.

La paroi du corps de la plupart des tuniciers (L. *tunicatus*, porter une tunique ou une robe) est un tissu de recouvrement type conjonctif, appelée tunique, qui a la consistance d'un gel, mais qui peut être parfaitement résistant. Sécrété par l'épiderme, il est composé de protéines, de sels variés et de cellulose. Des tissus dérivés du mésoderme, comme les vaisseaux sanguins et les cellules sanguines, sont incorporés à la tunique. Des extensions racinaires de la tunique ou stolons, assurent l'ancrage du tunicier à son support et connectent les individus d'une colonie.

## *Les fonctions de maintenance*

Les muscles longitudinaux et circulaires situés sous l'épiderme permettent les changements de forme du tunicier adulte. Leur action s'exerce contre l'élasticité de la tunique et la pression du squelette hydrostatique créée par l'eau de mer qui remplit les espaces internes.

Le système nerveux est en grande partie confiné dans la paroi du corps. Il est agencé en un plexus nerveux avec un ganglion localisé dans la paroi du pharynx entre les ouvertures orale et atriale (Fig. 17.8*a*). Le ganglion n'est pas essentiel pour la coordination des fonctions. Les tuniciers sont sensibles à différents types de stimuli mécaniques et chimiques et les récepteurs correspondants sont distribués dans toute la paroi du corps, mais de façon plus dense autour des siphons. Il n'y a pas d'organe sensoriel complexe.

Les structures internes les plus marquantes sont un pharynx très vaste et une cavité, l'atrium, qui l'entoure latéralement et dorsalement (Figure 17.8*b*). Le pharynx prend naissance au niveau du siphon oral et est en relation avec le reste du tractus digestif. La bordure orale du pharynx porte des tentacules qui empêchent l'intrusion d'objets de grande taille. De nombreuses fentes pharyngiennes

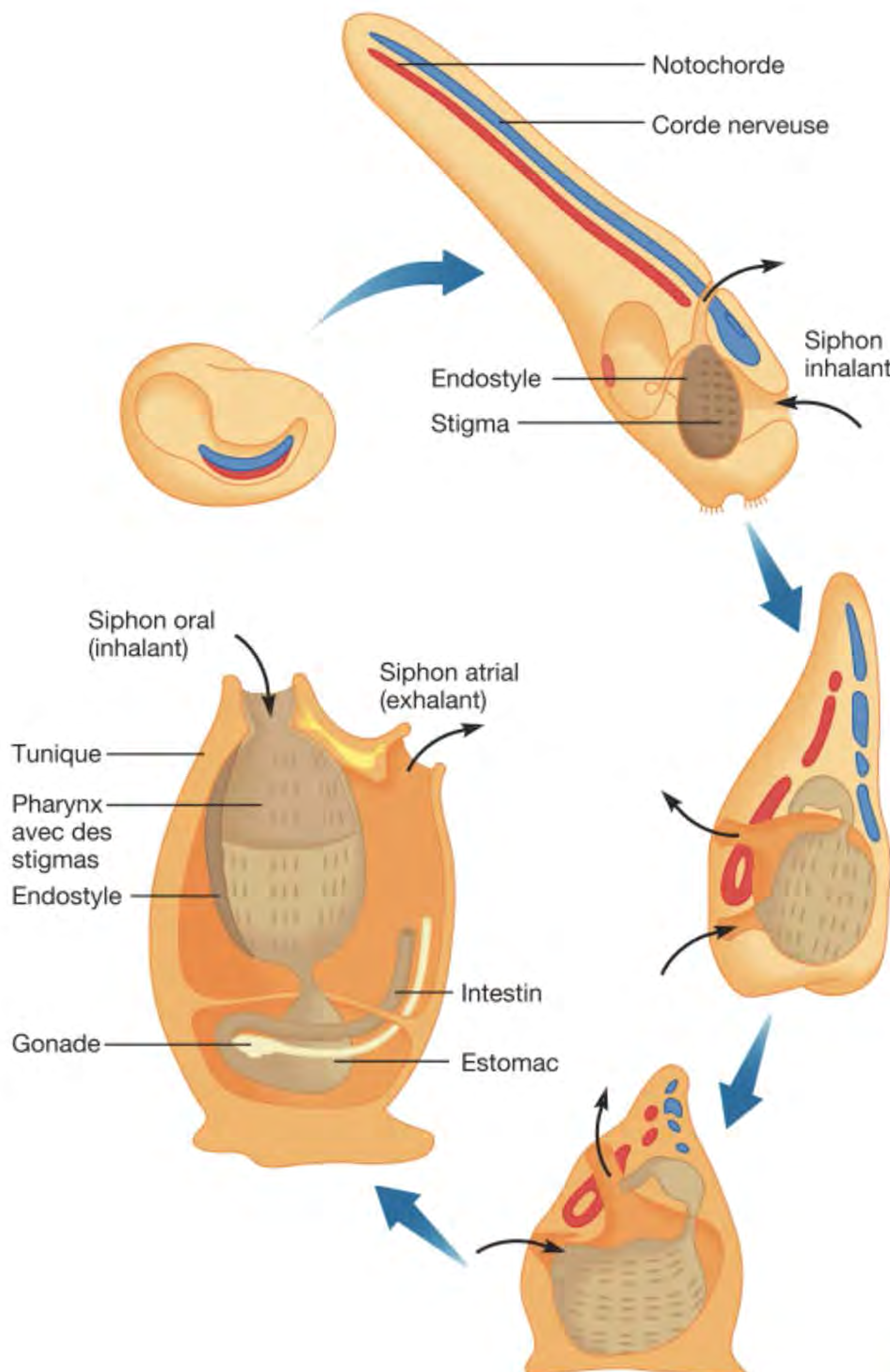



**FIGURE 17.7**

**Métamorphose des Tuniciers.** Les fines flèches noires montrent le trajet suivi par l'eau à travers le corps.

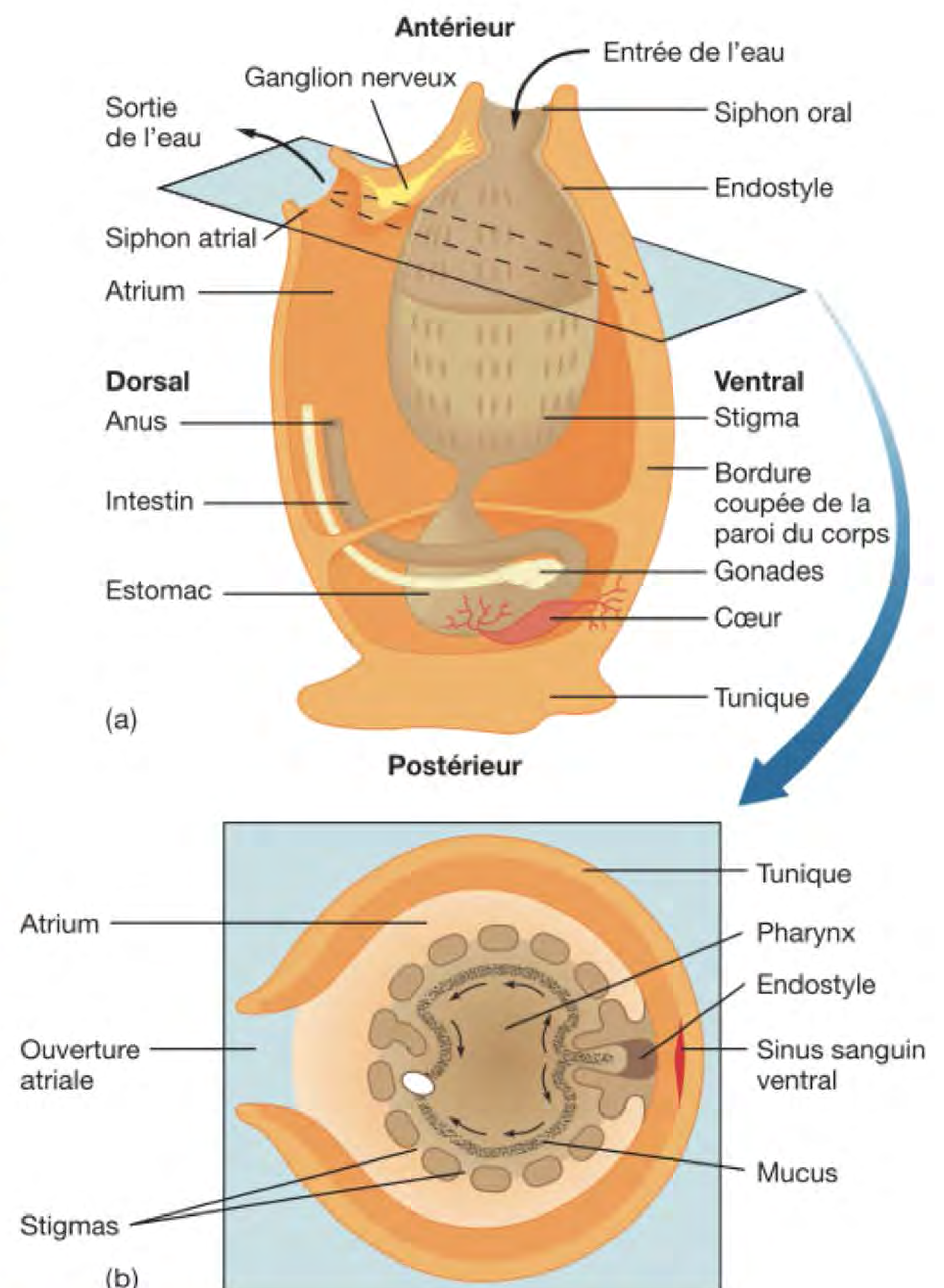



**FIGURE 17.8**

**Structure interne d'un Tunicier.** (*a*) Section longitudinale. Les flèches noires montrent le trajet suivi par le courant d'eau. (*b*) Section transversale au niveau du siphon atrial. Les petites flèches noires montrent le mouvement de la nourriture piégée par le mucus que l'endostyle produit.

ou stigmas perforent la paroi pharyngienne. La ciliature qui leur est associée entraîne l'eau du pharynx à l'atrium environnant. L'eau quitte le tunicier par le siphon atrial.

Le tractus digestif, après le pharynx, se poursuit par un estomac puis un intestin qui se termine à l'anus qui s'ouvre à proximité du siphon atrial. L'endostyle est une gouttière ciliée ventrale qui forme un cordon muqueux (Figure 17.8*b*). Le mouvement des cils déplace le cordon dorsalement au travers du pharynx. Les particules alimentaires, amenées par le courant d'eau entrant, sont piégées par le mucus et transférées dorsalement. La nourriture est incorporée dans un filet de mucus que l'action ciliaire fait progresser dans la région suivante du tractus. Les enzymes digestives sont sécrétées dans l'estomac et la majeure partie de l'absorption se réalise au niveau de la paroi intestinale. Le courant d'eau sortant évacue, par le siphon atrial, les déchets de la digestion rejetés par l'anus.

En plus de son rôle dans la nutrition, le pharynx participe aux échanges gazeux respiratoires. Les échanges s'effectuent avec l'eau circulante.

Le cœur du tunicier est localisé à la base du pharynx. Un vaisseau antérieur court sous l'endostyle et un autre, postérieur, alimente les organes digestifs et les gonades. Le courant sanguin, dans le cœur, n'est pas unidirectionnel. Les contractions péristaltiques du cœur propulsent le sang dans une direction pendant quelques battements puis la direction s'inverse. La signification de cette inversion n'est pas comprise. Le liquide circulant des tuniciers est incolore et contient différentes catégories de cellules amœboïdes.

L'ammoniac diffuse dans l'eau qui circule au travers du pharynx et est excrété. Par ailleurs, les cellules amœboïdes accumulent de l'acide urique et le séquestre dans la boucle de l'intestin. Des glandes pyloriques, qui débouchent dans l'intestin, interviendraient également dans l'excrétion.

### *Reproduction et développement*

Les Urochordés sont monoïques. Les gonades sont situées au voisinage de la boucle intestinale et les conduits génitaux s'ouvrent près du siphon atrial. Les gamètes peuvent être expulsés par le siphon atrial dans le cas d'une fécondation externe ou les ovules sont maintenus dans l'atrium au niveau duquel se déroulent alors la fécondation et les premières étapes du développement. L'autofécondation intervient chez quelques espèces, mais la fécondation croisée est la règle. Le développement conduit à la différenciation d'une larve ressemblant à un têtard et présentant les cinq caractéristiques des chordés. La métamorphose débute après une brève vie libre et nageuse durant laquelle la larve ne se nourrit pas. La larve se dépose sur un substrat ferme auquel elle s'attache par des papilles adhésives localisées sous la bouche. Durant la métamorphose l'épiderme se rétrécit et refoule à l'intérieur la notochorde et les autres structures de la queue pour une réorganisation en tissus adultes. Le corps subit une rotation d'environ 180°, plaçant le siphon oral à l'opposé des papilles adhésives et courbant le tractus digestif qui adopte une forme en U (*voir Figure 17.7*).

## Sous-phylum des Céphalochordés

Les membres du sous-phylum des Céphalochordés (Gr. *kephalo*, tête + L. *chorda*, corde) sont appelés lancelets. Ils révèlent clairement les cinq caractéristiques des chordés et sont, pour cette raison, souvent étudiés en introduction des cours de zoologie.

Les Céphalochordés comptent deux genres, *Branchiostoma* (amphioxus) et *Asymmetron* et environ 45 espèces. Ils sont répartis dans toutes les mers du monde, dans les régions littorales à eaux peu profondes, claires et à fond sablonneux.

Ce sont des animaux de petite taille (de 5 cm de long), à allure de têtards. Ils sont allongés, comprimés latéralement et assez transparents. Malgré leur forme effilée, ce ne sont pas de bons nageurs et ils passent la majeure partie de leur temps dans une position de filtreur (alimentaire) – partiellement ou presque entièrement enfoui avec l'extrémité antérieure dépassant du sable (Figure 17.9).

La notochorde des Céphalochordés s'étend de la tête à la queue, d'où leur nom. Contrairement à la notochorde des autres chordés, la plupart des cellules qu'elle renferme sont des cellules musculaires, la rendant ainsi contractile. Ces caractéristiques sont vraisemblablement des adaptations au fouissement. La contraction des cellules musculaires augmente la rigidité de la notochorde en



## Que savons-nous sur l'évolution de la glande thyroïde à partir de l'endostyle ?

L'étude du développement d'un groupe de vertébrés, les lamproies, a donné un aperçu du destin évolutif de l'endostyle. En plus de produire du mucus pour la nutrition par filtration de l'eau chez les chordés invertébrés, l'endostyle peut fixer l'acide aminé tyrosine. Ceci a été révélé chez les larves de lamproies. Quand ces larves se métamorphosent en adultes qui adoptent le comportement de prédateurs, la fonction sécrétrice de mucus de l'endostyle devient secondaire et celui-ci se transforme en glande thyroïde. Les sécrétions iodées de la glande thyroïde régulent la métamorphose et le niveau du métabolisme. Le développement de la glande thyroïde des lamproies est largement considéré actuellement comme le modèle des évènements évolutifs qui ont conduit à l'émergence de la glande thyroïde chez les vertébrés. L'endostyle des ancêtres vertébrés avait probablement les deux fonctions, sécrétrice de mucus et endocrine. Avec l'apparition des mâchoires et la mise en place d'un mode de vie plus actif de prédateur, la fonction endocrinienne a été favorisée.

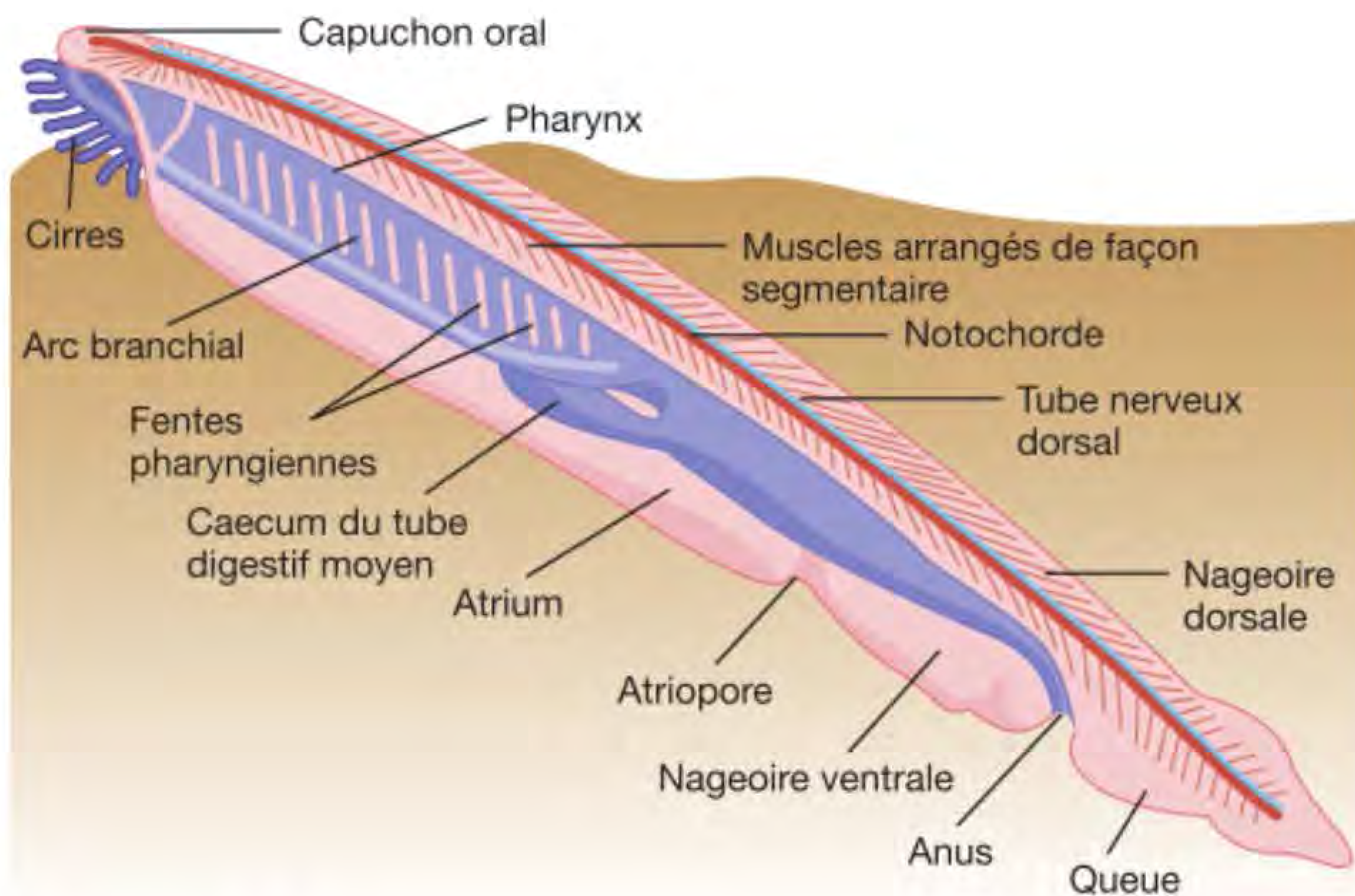



**FIGURE 17.9**

**Sous-phylum des Céphalochordés.** Structure interne de *Branchiostoma* (Amphioxus) représentée dans la position partiellement enfouie de capture de la nourriture.

comprimant les fluides qu'elle renferme d'où un support supplémentaire pour s'enfoncer dans les substrats sableux. Le relâchement de ces cellules augmente la flexibilité nécessaire pour la nage.

L'agencement segmentaire des muscles de part et d'autre de la notochorde favorise les ondulations qui propulsent le Céphalochordé dans l'eau. Des replis longitudinaux et ventro-latéraux du corps le stabilisent durant la nage et une nageoire médio-dorsale ainsi qu'une nageoire caudale aident à ce type de locomotion.

Un capuchon, ou rostre oral, proémine à l'extrémité antérieure du corps. Des projections ciliées, digitiformes, appelées cirres, pendent de la région ventrale du capuchon oral et servent à la nutrition. La paroi postérieure du capuchon porte l'ouverture buccale qui conduit à un vaste pharynx. De nombreuses paires de fentes pharyngiennes perforent le pharynx et les cloisons qui les séparent sont ciliées et soutenues par un axe branchial cartilagineux. Des replis de la paroi du corps s'étendent ventralement autour du pharynx et fusionnent sur la ligne médiane pour délimiter l'atrium (cavité péripharyngienne ou péribranchiale). Elle peut protéger des sédiments du fond les surfaces de filtration, délicates, du pharynx. L'ouverture de l'atrium sur l'extérieur porte le nom d'atriopore (*voir Figure 17.9*).

## *Fonctions de maintenance*

Les Céphalochordés ont le comportement alimentaire de filtreurs. Durant la phase de prise de la nourriture, ils sont enfoncés dans le sable et seule la bouche émerge. Les cils qui tapissent les parois des fentes pharyngiennes créent un courant d'eau qui, de la bouche, est entraîné dans le pharynx puis l'atrium et sort par l'atriopore. La nourriture est initialement triée par les cirres. Les particules de grande taille sont attrapées par les cils des cirres. Une fois accumulées, elles sont expulsées par la contraction des cirres. Les plus petites particules sont acheminées vers la bouche, sont collectées par les cils des fentes branchiales et le mucus de l'endostyle. Ce dernier est organisé comme chez les tuniciers. Un cordon alimentaire muqueux est formé et un anneau cilié l'entraîne dans un mouvement rotatif à l'issue duquel les particules alimentaires sont dissociées du mucus. La digestion est à la fois extra et intracellulaire. Un diverticule ou caecum glandulaire issu de l'intestin antérieur s'allonge vers l'avant, sur le côté droit du pharynx. Il est aveugle et sécrète des enzymes digestives. L'anus est sur le côté gauche de la nageoire ventrale et caudale.

Les Céphalochordés n'ont pas de véritable cœur. Ce sont les vagues de contractions de la paroi des vaisseaux principaux qui propulsent le sang. Le sang contient des cellules amœboïdes et remplit des espaces ouverts entre les tissus.

Les tubules excréteurs sont des cellules cœlomiques modifiées étroitement associées aux vaisseaux sanguins. Cet arrangement suggère un transport actif de matériel entre le sang et les tubules excréteurs.

Le cœlome des Céphalochordés est peu développé, comparé à celui de la plupart des autres chordés. Il se réduit à des canaux localisés au voisinage des axes branchiaux, de l'endostyle et des gonades.

## *Reproduction et développement*

Les Céphalochordés sont dioïques. Les gonades proéminent dans l'atrium à partir de la paroi latérale. Les gamètes sont libérés dans l'atrium et évacués par l'atriopore. La fécondation externe conduit à des larves libres et nageuses à symétrie bilatérale, qui peuvent éventuellement tomber sur le substrat avant de se métamorphoser.

### SYNTHÈSE DE LA SECTION 17.3

Les membres du phylum des Chordés sont des deutérostomiens qui présentent cinq caractéristiques fondamentales à certains stades de leur développement : notochorde, fentes pharyngiennes ou poches pharyngiennes, tube nerveux dorsal, endostyle et queue postanale. Les membres du sous-phylum des Urochordés sont les tuniciers. Ils récupèrent les particules alimentaires par filtration de l'eau, sont sessiles ou libres et planctoniques et se reproduisent au travers d'une fécondation externe, d'un développement avec larve ressemblant à un têtard et métamorphose. Les membres du sous-phylum des Céphalochordés fouissent les substrats sableux marins, sont également des filtreurs et se reproduisent par fécondation externe et développement de larves libres et nageuses.

***Comment les cinq caractéristiques spécifiques de chordés sont-elles représentées chez les tuniciers et les Céphalochordés ?***

# 17.4 CONSIDÉRATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES SUPPLÉMENTAIRES

### COMPÉTENCES À ACQUÉRIR

1. Justifier l'intégration du clade des Ambulacraires parmi les Deutérostomiens.
2. Préciser l'incertitude concernant les relations entre les sous-phyla des chordés.

Bien que les voies évolutives qui, à partir de l'ancêtre deutérostomien, ont conduit aux Échinodermes, Hémichordés et Chordés soient spéculatives, les liens qui unissent ces phyla sont maintenant bien établis (Figure 17.10). Des arguments récents suggèrent que l'utilisation des fentes pharyngiennes dans la nutrition par filtration est une caractéristique très ancienne des deutérostomiens.

Les échinodermes et les hémichordés sont étroitement apparentés. Ils partagent des caractéristiques moléculaires et la présence d'un cœlome à structure tripartite unique (*voir Figure 17.2*). Les échinodermes et les hémichordés sont également unifiés par des caractéristiques développementales, notamment la différenciation de stades larvaires brachiolaria et tornaria similaires (*voir Figures 16.6 et 17.3*) qui se déplacent et capturent la nourriture par le jeu de bandelettes ciliées. La similitude entre les systèmes nerveux diffus des hémichordés et des échinodermes est probablement une autre caractéristique partagée. Le terme « Ambulacraires » désigne actuellement le clade que constituent les échinodermes et les hémichordés. L'homologie supposée entre les systèmes nerveux dorsaux des entéropneustes et des chordés est douteuse pour beaucoup de zoologistes. Des preuves moléculaires récentes laissent supposer que les Entéropneustes ne constituent probablement pas un groupe monophylétique.

Tous les arguments moléculaires, morphologiques et ontogéniques prouvent à l'évidence que les chordés forment un clade c'est-à-dire un ensemble monophylétique. L'origine d'un clade céphalochordé/crâniate est controversée (*voir Aperçus évolutifs, p. 309*). Les informations moléculaires concernant les relations entre les tuniciers, les Céphalochordés et les crâniates sont contradictoires. Des données génétiques supportent la possibilité d'une relation étroite entre les tuniciers et les crâniates. Les analyses mitochondriale et ribosomale suggèrent que les Céphalochordés sont plus étroitement apparentés aux crâniates.

Les chordés les mieux représentés et ayant eu le plus de succès appartiennent à l'infraphylum des Vertébrés. Les vertèbres osseuses ou cartilagineuses qui se substituent partiellement ou totalement à la notochorde les caractérisent. Le développement de l'extrémité antérieure du tube neural en un cerveau tripartite (cerveau antérieur, cerveau moyen et cerveau postérieur) et la différenciation d'organes sensoriels spécialisés au niveau de la tête témoignent d'un haut degré de céphalisation. Le squelette est modifié antérieurement en un crâne. Il y a huit classes de vertébrés (*voir Tableau 17.1*). En relation avec leurs endosquelettes cartilagineux et osseux, les vertébrés ont laissé une collection de fossiles très

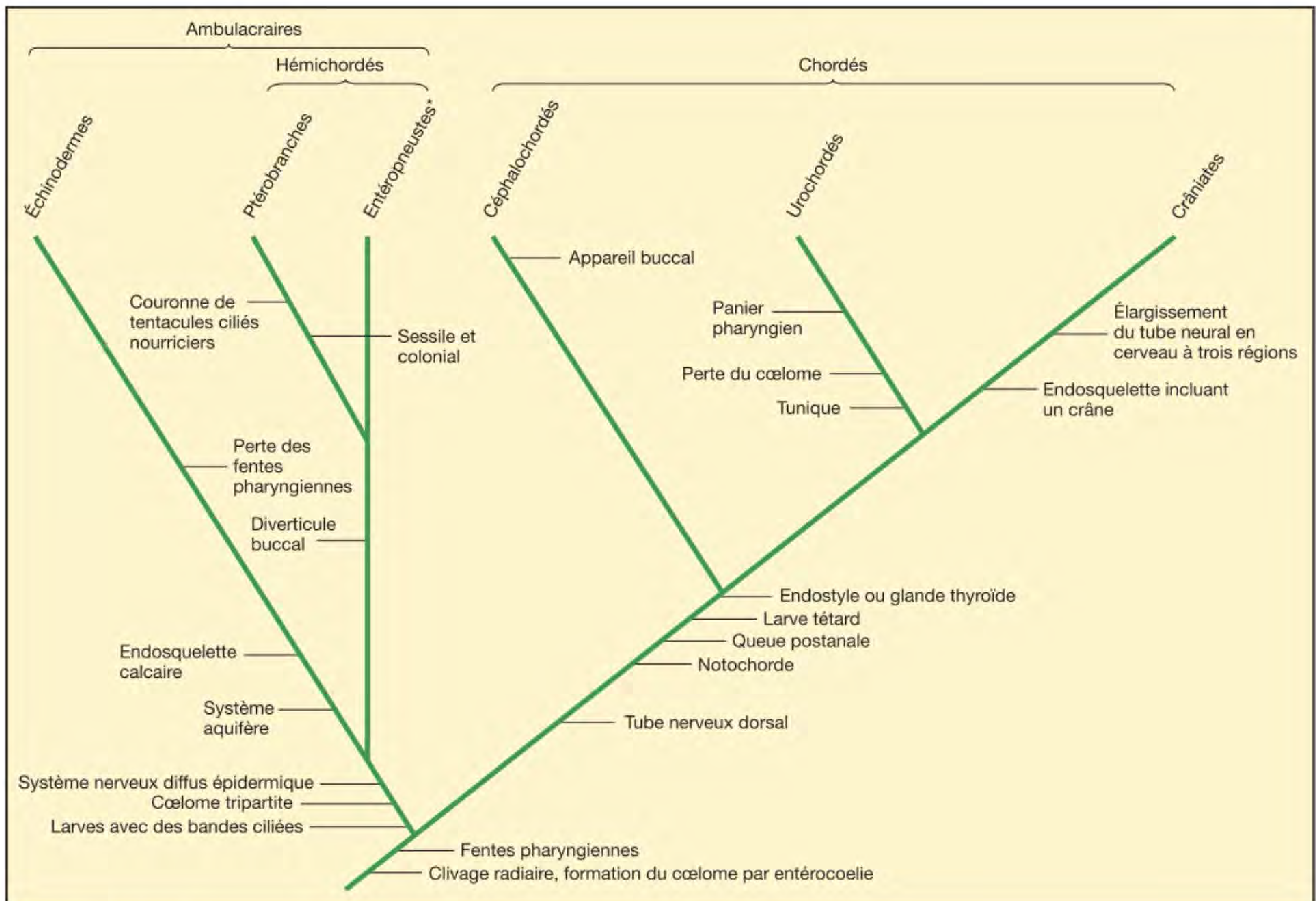



**FIGURE 17.10**

**Une interprétation de la phylogénie des Deutérostomiens.** Les données ontogénétiques et moléculaires permettent de regrouper les Échinodermes et les Hémichordés dans le clade des Ambulacraires. Les Entéropneustes (*) ne sont probablement pas monophylétiques. La notochorde, la queue postanale et l'endostyle (ou la glande thyroïde chez les vertébrés adultes) sont les caractéristiques principales qui permettent de distinguer les chordés des hémichordés. Quelques-unes des synapomorphies qui définissent les sous-phyla des chordés sont mentionnées. Les données moléculaires concernant les tuniciers, les céphalochordés et les crâniates sont contradictoires.

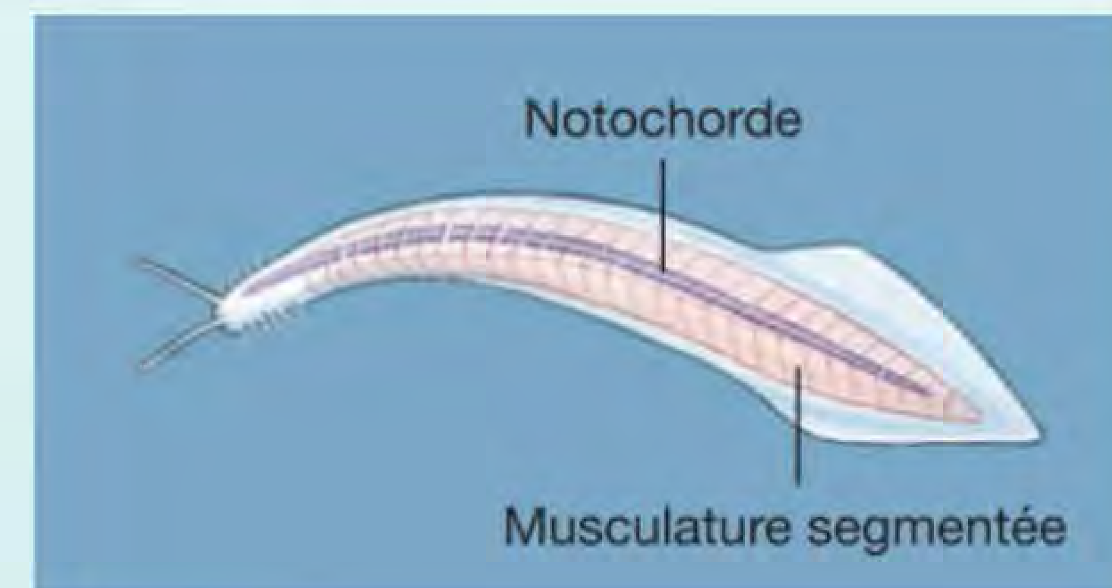
**Gonzales, P., et C. Cameron 2009. "The Gill Slits and Pre-oral Ciliary Organ of *Protoglossus* (Hémichordé : Entéropneuste) Are Filter-Feeding Structures" *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 898-906.

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

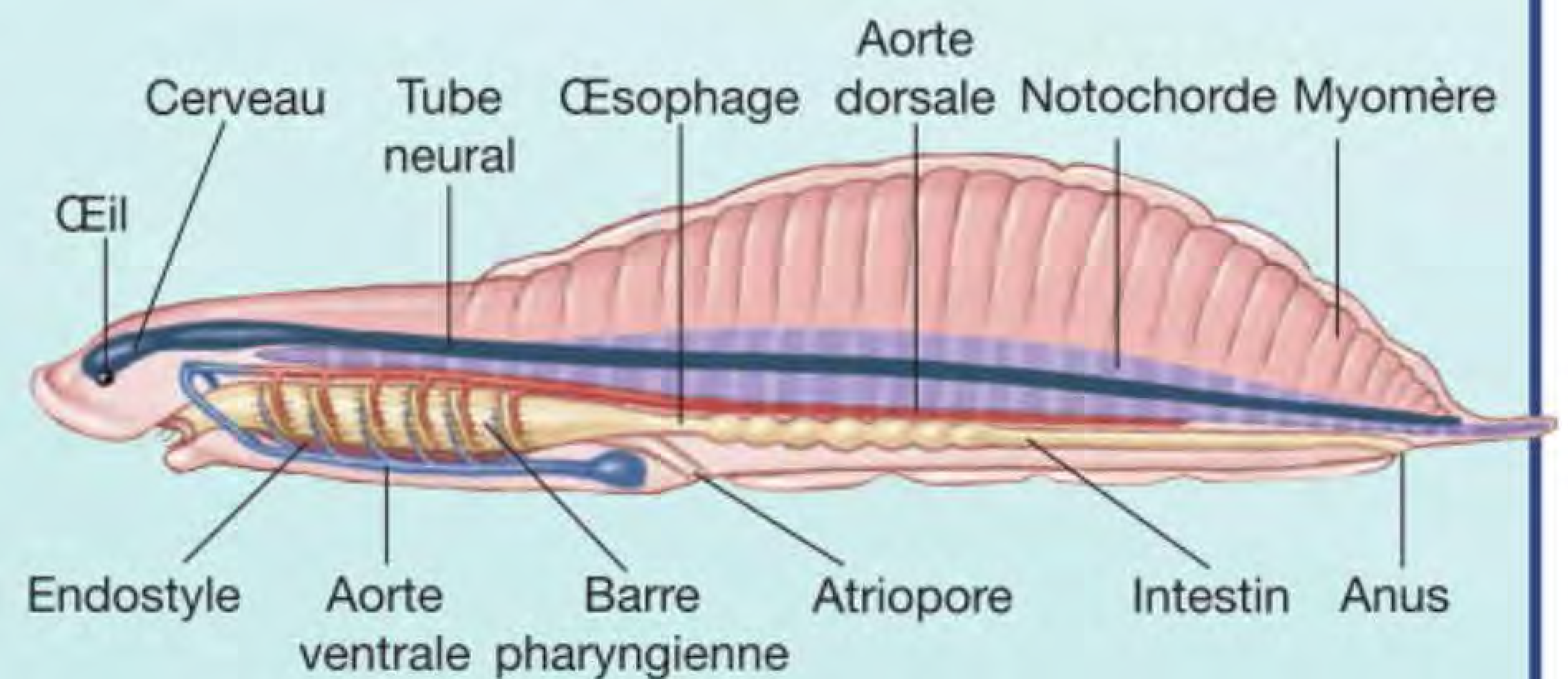
### Évolution précoce des deutérostomiens

L'origine du lignage des deutérostomiens est une question non résolue. Le fait que le mésoderme s'individualise en même temps que le cœlome se forme (*voir Figure 7.13*) a suggéré à certains zoologistes que le lignage dérivait d'ancêtres diploblastiques. (Chez les protostomiens, le cœlome apparaît dans le mésoderme préalablement mis en place, suggérant une origine triploblastique). Un animal hypothétique, bilatéral, diploblastique, similaire à une larve planula de cnidaires a été proposé comme ancêtre commun à tous les deutérostomes. Les échinodermes sont apparus très tôt dans ce lignage – les premiers fossiles clairement identifiés comme appartenant aux échinodermes sont trouvés dans les gisements datant du Cambrien précoce.

W. Garstang a émis l'hypothèse que les premiers chordés sont apparus quand les bandes ciliées présentes chez la plupart des larves de deutérostomes sont passées dorsalement pour former le tube neural. Des arguments ultrastructuraux révèlent une homologie entre les bandes ciliaires embryonnaires et certaines cellules du système nerveux chez l'amphioxus. La formation des fentes pharyngiennes aurait favorisé les mouvements de l'eau et ainsi la nutrition par filtration et les échanges gazeux. L'hypothèse de la paedomorphose a été récemment proposée par Garstang. Les données moléculaires laissent supposer que les Appendiculaires sont plus proches des autres chordés que les Ascidiacés dont les stades larvaires ont été impliqués dans l'hypothèse de Garstang. Les fossiles de chordés les plus anciens ont été mis à jour dans des gisements de Chine datant de 530 millions d'années. Des fossiles de chordés légèrement plus jeunes, puisque datant de 520 millions d'années, ont été trouvés dans les schistes de Burgess de la Colombie Britannique (box Figure 17.1).




(a)




(b)

**FIGURE 17.1** **Les premiers Chordés.** (*a*) Cette représentation est basée sur un fossile de Céphalochordé âgé de 520 millions d'années, *Pikaia gracilens*, des schistes de Burgess de Colombie britannique. (*b*) *Haikouella* est le fossile chordé le plus ancien (530 millions d'années) trouvé dans les gisements fossilifères de Chine.

Les arguments moléculaires sont suffisamment convaincants pour repenser les relations entre protostomiens et deutérostomiens. Un zoologiste du dix-neuvième siècle, Geoffroy Saint-Hilaire, a étudié l'anatomie d'un homard à partir de sa face ventrale. Il avait alors noté que la corde nerveuse (chaîne nerveuse), les muscles segmentaires et le tube digestif se succédaient ventro-dorsalement de la même façon que les structures similaires (tube neural et non chaîne) se succédaient dorso-ventralement chez les chordés. Il fit l'hypothèse que l'axe dorso-ventral des arthropodes était homologue mais inversé à celui des chordés.

Cette hypothèse ancienne est entrain de reprendre vie. Les biologistes moléculaires ont identifié, chez les mouches des fruits (*Drosophila melanogester*), des gènes qui contrôlent le développement, les uns des structures dorsales, les autres des structures ventrales. De façon similaire des gènes qui contrôlent le développement des structures dorsales et ventrales ont été caractérisés chez une grenouille (*Xenopus laevis*) et un poisson (*Danio rerio*). De façon très intéressante, les gènes qui contrôlent le développement ventral des deux chordés sont très similaires (homologues N. d. T.) de ceux qui contrôlent le développement dorsal des mouches et vice versa. L'injection, chez un embryon de grenouille, de l'ARN messager ou des produits protéiques du gène de mouche qui contrôle le développement dorsal, entraîne l'apparition de caractères ventraux chez la grenouille. Ce travail montre donc que la face dorsale des deutérostomes est homologue de la face ventrale des protostomes. Une fois encore, la biologie moléculaire fournit un moyen pour percer les zones d'ombre de l'histoire évolutive des animaux. Dans le cas présent, elle nous dévoile un des changements importants qui a marqué la divergence du lignage des deutérostomiens avec les autres animaux.

abondante. Les anciens poissons sans mâchoires étaient communs à l'Ordovicien, il y a approximativement 500 millions d'années. Sur une période d'environ 100 millions d'années, les poissons devinrent les vertébrés dominants. Vers la fin du Dévonien, il y a approximativement 400 millions d'années, les vertébrés terrestres ont fait leur apparition. Depuis cette période, les vertébrés ont rayonné dans la plupart des habitats terrestres. Les chapitres 18 à 22 donnent un aperçu de ces évènements.

### SYNTHÈSE DE LA SECTION 17.4

Les similarités entre les Échinodermes et les Hémichordés garantissent leur intégration dans le clade des Ambulacraires. Ces similarités comprennent les caractéristiques moléculaires partagées, la présence d'un cœlome tripartite et de nombreuses caractéristiques développementales. Les Chordés constituent un ensemble monophylétique ou clade qui comprend les sous-phyla des Urochordés, Céphalochordés et Crâniates. Les données concernant les relations exactes entre ces sous-phyla sont incertaines. Les membres de l'infraphylum des Vertébrés sont les chordés les mieux représentés et qui ont eu le plus de succès.

***Quels sont les arguments en faveur du clade des Ambulacraires ? Ceux qui justifient les liens étroits entre les hémichordés et les Chordés ? Quelle hypothèse concernant l'affinité des hémichordés est la mieux validée par les arguments que vous avez listés.***

## Résumé


**17.1 Perspective évolutive**

Les échinodermes, hémichordés et chordés partagent les caractéristiques de deutérostomiens et ont probablement évolué à partir d'un ancêtre diploblastique ou triploblastique commun.

**17.2 Phylum des Hémichordés**

Les membres du phylum des Hémichordés sont les vers à gland (entéropneustes) et les ptérobranches. Les vers à gland sont des formes marines fouisseuses et les ptérobranches sont des hémichordés marins dont le collier porte des bras pourvus de tentacules ciliés.

**17.3 Phylum des Chordés**

Les chordés ont cinq caractéristiques uniques. La notochorde est une tige de support qui s'étend sur presque toute la longueur du corps. Les fentes pharyngiennes sont des ouvertures qui mettent le tube digestif en relation avec l'extérieur. Le tube nerveux est situé au-dessus de la notochorde et s'élargit antérieurement en un cerveau. Une queue postanale prolonge le corps après l'anus et est soutenue par la notochorde ou la colonne vertébrale. L'endostyle est impliqué dans la nutrition ou la glande thyroïde est un organe endocrine. Les membres du sous-phylum des Urochordés sont les tuniciers. Ce sont des filtreurs sessiles ou libres et planctoniques. Leur développement comprend une larve qui ressemble à un têtard.

Le sous-phylum des Céphalochordés est représenté par des animaux filtreurs, de petite taille, qui ressemblent à des têtards et qui vivent dans les eaux marines peu profondes à fond de sable. Leur notochorde s'étend de la queue à la tête et a la particularité d'être contractile.

**17.4 Considérations phylogénétiques supplémentaires**

Les échinodermes et les hémichordés partagent des caractéristiques moléculaires et développementales qui les unifient dans le clade des Ambulacraires.

Les Chordés forment un ensemble monophylétique qui comprend trois sous-phyla : Urochordés, Céphalochordés et Crâniates. Les vertébrés sont les chordés les mieux représentés qui ont eu le plus de succès.


## Questions de révision sur les concepts

1. Les hémichordés ont pour caractéristique d'avoir toutes les régions suivantes du corps, à l'exception d'une. Laquelle ?
   a. Proboscis
   b. Abdomen
   c. Collier
   d. Tronc
2. Les membres d'un des groupes suivants d'hémichordés vivent préférentiellement dans les eaux profondes de l'Hémisphère Sud, dans des tubes sécrétés de colonies issues d'une reproduction asexuée.
   a. Entéropneustes
   b. Ptérobranches
   c. Ascidiacés
   d. Thaliacés
3. Les membres du phylum des Chordés possèdent toutes les caractéristiques suivantes, à l'exception d'une. Laquelle ?
   a. Endostyle ou glande thyroide
   b. Tube nerveux dorsal
   c. Queue postanale
   d. Fentes pharyngiennes
   e. Système circulatoire ouvert
4. Les membres de quels groupes suivants sont planctoniques à l'état adulte et possèdent une queue et une notochorde qui persiste au stade adulte ?
   a. Ascidiacés
   b. Thaliacés
   c. Appendiculaires
   d. Entéropneustes
5. L'endostyle des urochordés fut le précurseur évolutif de ______ ______________des vertébrés.
   a. thymus
   b. glande pituitaire
   c. pancréas
   d. glande thyroïde

## Questions d'analyse et d'application

1. Qu'est-ce qui relie de façon évidente les échinodermes, les hémichordés et les chordés dans le même lignage évolutif ?
2. Qu'est-ce qui révèle les affinités de chordés chez les tuniciers adultes ? Les larves de tuniciers ? Si vous ne disposiez que des adultes, pourriez-vous les identifier comme des chordés ?
3. Discutez du rôle de la nutrition par filtration dans l'évolution des deutérostomes. À quel moment dans l'évolution des chordés la prédation remplaça-t-elle ce mode de nutrition ?
4. Comparez et mettez en évidence les différences entre les métamorphoses des Échinodermes et des Urochordés. Est-ce que les similarités décrites indiquent une origine ancestrale commune de ces deux groupes ?



# 18

# Les poissons : le succès des vertébrés dans l'eau

## Plan du chapitre



## 18.1 Perspective évolutive

### Compétences à acquérir

1. Expliquer les relations phylogénétiques entre les classes de crâniates actuels ressemblant à des poissons.
2. Justifier la conclusion selon laquelle le sous-phylum des Crâniates est âgé d'au moins 500 millions d'années.

L'eau, un milieu de flottaison qui résiste aux rapides fluctuations de la température, couvre 73 % de la surface terrestre. La vie ayant pris naissance dans l'eau et les tissus vivants renfermant une grande quantité d'eau, on pourrait supposer que la vie dans l'eau soit plus facile qu'ailleurs. Ce chapitre montre pourquoi ceci n'est pas entièrement vrai.

Nul besoin d'un équipement de plongée pour constater que les poissons sont adaptés aux environnements aquatiques d'une façon qu'aucun autre groupe d'animaux ne peut surpasser. Si vous passez des heures de loisir avec une canne à pêche, une ligne et des hameçons, visitez un parc à thème marin, ou simplement jetez un coup d'œil dans un magasin pour animaux de compagnie en déambulant dans un centre commercial, vous attesterez de la variété et de la beauté des poissons. Cette variété est la preuve d'une radiation adaptative qui a débuté il y a plus de 500 millions d'années et ne montre aucun signe de déclin. Les poissons sont les formes dominantes de beaucoup d'environnements aquatiques et sont aussi les ancêtres de tous les autres membres de l'infraphylum des Vertébrés.

### Relations phylogénétiques

Les poissons appartiennent, avec les chordés traités dans les Chapitres 19 à 22, au sous-phylum des Crâniates (*voir Tableau 17.1 ; Figure 18.1*). Le nom fait référence au crâne qui entoure le cerveau, les organes olfactifs, les yeux et l'oreille interne. Les Crâniates sont répartis dans deux infraphyla. L'infraphylum des Hyperotrètes renferme les myxines, et l'infraphylum des Vertébrés, lui-même subdivisé en deux groupes basés sur la présence ou l'absence de mâchoires (Tableau 18.1). Les poissons ont des représentants dans les deux infraphyla et, en conséquence, constituent un assemblage très varié d'animaux.

Récemment, la classification des poissons a fait l'objet d'une révision substantielle et des changements sont encore à prévoir pendant un certain temps. Par exemple, la taxonomique traditionnelle rassemble les myxines, lamproies et le groupe éteint des ostracodermes dans l'ensemble des « agnathes » en raison de l'absence de mâchoires. L'analyse cladistique moderne a révélé, toutefois, que les lamproies partagent plus de caractéristiques avec les poissons cartilagineux et osseux qu'avec les myxines. Ces dernières forment donc leur propre infraphylum, celui des Hyperotrètes. Par ailleurs, les poissons à mâchoires et à squelette osseux ont été regroupés dans la classe des « Ostéichthyens ». C'est un ensemble paraphylétique parce que l'ancêtre commun de ce groupe est aussi celui des tétrapodes (amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères), lesquels partagent, en plus d'un squelette osseux, des caractéristiques comme les vessies natatoires ou les poumons ainsi que d'autres, plus techniques. Les systèmes de classification plus récents n'utilisent plus le terme d'ostéichthyens comme nom de classe, mais élèvent au statut de classes les Sarcoptérygiens et les Actinoptérygiens,



**FIGURE 18.1**

**Les poissons.** Cinq cents millions d'années d'évolution ont conduit à une diversité sans égale des poissons. Les épines de ce magnifique poisson-papillon marin (*Pterois*) sont très venimeuses.

initialement considérés comme des sous-classes. Les tétrapodes étant des descendants des Sarcoptérygiens, ils doivent être, strictement parlant, inclus dans ce groupe. La discussion à ce sujet est engagée dans le Chapitre 19. Tous ces changements sont présentés dans le Tableau 18.1 et la Figure 18.2.

Les zoologistes ne savent pas quels furent les premiers Crâniates. L'analyse cladistique récente de l'évolution des Crâniates indique que les myxines sont les plus primitifs des Crâniates vivant actuellement. Faire le lien entre ce groupe et les vertébrés dépend de l'étude de deux caractéristiques essentielles, le cerveau et l'os.

Les chercheurs chinois ont découvert le fossile du plus ancien crâniate présumé : un petit animal ayant la forme d'un lancelet et des caractéristiques suggérant un mode de vie de prédateur actif. Un cerveau est présent qui devait intégrer les informations en provenance d'yeux visibles chez les fossiles. Des blocs de muscles le long de la paroi du corps suggèrent également une locomotion par nage très active. Ces données signifient que ces animaux, âgés de 530 millions d'années, localisaient leurs proies par la vue puis les entraînaient dans les mers préhistoriques.

L'origine de l'os chez les crâniates est également intriguante. Un groupe d'animaux anciens à allure d'anguilles, les conodontes, sont connus par leurs fossiles datant d'environ 510 millions d'années (Figure 18.3). Ils ont été assignés à différents phyla mais des arguments récents ont conduit la plupart des zoologistes à les considérer comme des crâniates. Ils sont pourvus de deux grands yeux et ont une bouche qui renferme des structures rappelant des dents et composées de dentine- une substance présente dans le squelette des crâniates. Ces structures sont les premiers témoins de la présence d'os chez les vertébrés. D'autres hypothèses sur l'origine de l'os envisagent qu'il ait pu apparaître sous la forme de denticules implantés dans la peau (comme chez les requins par exemple) et associés à certains récepteurs sensoriels ou de structures de stockage de minéraux (principalement du phosphate de calcium).

Indépendamment de son origine, l'os était bien différencié il y a 500 millions d'années. Il était présent dans la cuirasse qui recouvrait les poissons ostracodermes. C'étaient des filtreurs peu actifs qui vivaient sur le fond des lacs et mers préhistoriques. Ils étaient

## TABLEAU 18.1
### Classification des poissons actuels

**Sous-phylum des crâniates**
Le crâne entoure le cerveau tripartite, les organes olfactifs, les yeux et l'oreille interne. Un tissu embryonnaire unique, la crête neurale, participe à la formation de diverses structures dont les cellules nerveuses sensorielles et quelques éléments du squelette et du tissu conjonctif.

**Infraphylum des Hyperotrètes**
Allure de poisson, crâne constitué de barres cartilagineuses ; agnathes ; pas d'appendices pairs ; bouche pourvue de quatre paires de tentacules ; sacs olfactifs ouverts dans la cavité buccale ; 5 à 15 paires de fentes pharyngiennes ; glandes muqueuses en position ventro-latérale. Myxines.

**Infraphylum des Vertébrés**
Les vertèbres entourent le tube neural et constituent l'axe squelettique primaire.

**Superclasse des Pétromyzontomorphes**
Une bouche large, ressemblant à une ventouse et renforcée par du cartilage. Fentes branchiales munies de processus épineux.

**Classe des Pétromyzontidés**
Bouche suceuse avec des dents et une langue râpeuse ; sept paires de fentes pharyngiennes ; sacs olfactifs aveugles. Lamproies.

**Superclasse des Gnathostomes**
Mâchoires et appendices pairs ; colonne vertébrale qui remplace la chorde ; trois canaux semi-circulaires.

**Classe des Chondrichthyens**
Nageoire caudale avec lobe supérieur important (nageoire hétérocerque) ; squelette cartilagineux ; pas d'opercule, de vessie natatoire ou de poumons. Requins, raies et chimères.

**Sous-classe des Elasmobranches**
Squelette cartilagineux qui peut être partiellement ossifié ; écailles absentes ou placoïdes. Requins et raies.

**Sous-classe des Holocéphales**
Opercule qui recouvre les fentes pharyngiennes ; dents modifiées en plaques broyeuses ; récepteurs de la ligne latérale dans un sillon ouvert. Chimères.

**Classe des Actinoptérygiens**
Nageoires paires soutenues par des rayons dermiques ; parties basales des nageoires paires qui ne sont pas particulièrement musculaires ; nageoire caudale à lobes supérieur et inférieur approximativement équivalents (nageoire homocerque) ; sacs olfactifs aveugles ; sacs pneumatiques qui fonctionnent comme des vessies natatoires. Poissons à nageoires rayonnées.

**Classe des Sarcoptérygiens**
Nageoires paires avec des lobes musculaires ; sacs pneumatiques qui fonctionnent comme des poumons ; oreillette et ventricule au moins partiellement divisés. Dipneustes, coelacanthes et tétrapodomorphes incluant tous les tétrapodes.

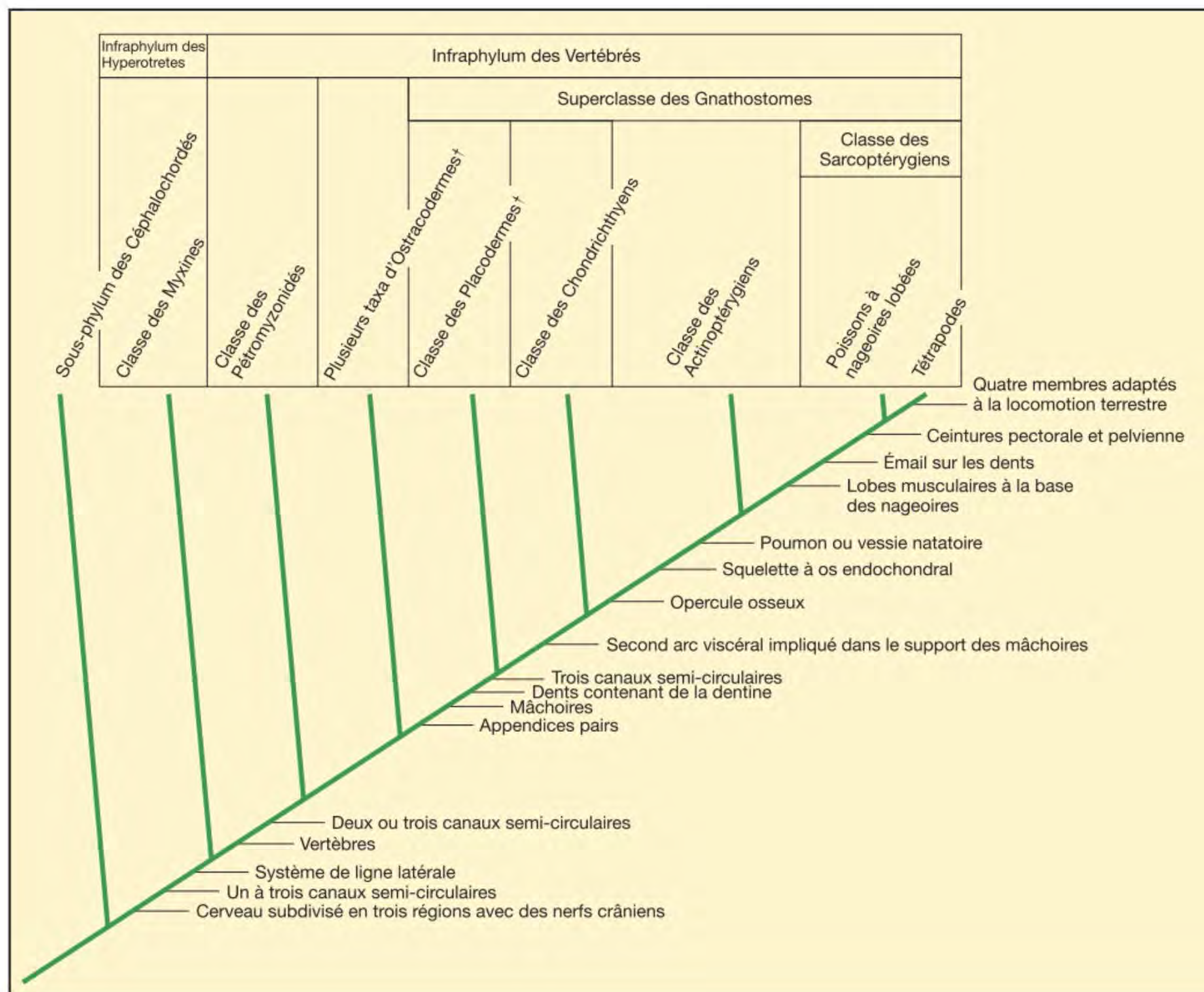



**FIGURE 18.2**

**Une interprétation de la phylogénie des Crâniates ciblée sur les poissons.** Les relations évolutives entre les poissons ne sont pas nettes. Ce cladogramme présente quelques caractères ancestraux et dérivés sélectionnés. Les nombreuses synapomorphies des taxons inférieurs ne sont pas mentionnées. La plupart des zoologistes considèrent que le groupe des ostracodermes est polyphylétique (a de multiples lignages). Le représenter, dans cette figure, comme un groupe monophylétique est une simplification. Les dagues désignent des groupes dont les membres sont éteints. L'intégration des tétrapodes dans la classe des Sarcoptérygiens tient compte de l'origine des tétrapodes, mais il est difficile de concilier cela avec les schémas de la classification traditionnelle.

dépourvus de mâchoires et d'appendices pairs ; l'évolution des poissons a donc été marquée par l'individualisation des mâchoires, des appendices pairs ainsi que l'émergence de beaucoup d'autres structures. Les conséquences de cette radiation adaptative sont décrites dans ce chapitre.

Les poissons ancestraux vivaient-ils en eau douce ou dans la mer ? La réponse à cette question n'est pas simple. Les premiers vertébrés étaient probablement marins parce que les représentants ancestraux des autres phyla de deutérostomes étaient tous marins. Les vertébrés, toutefois, se sont adaptés très tôt à l'eau douce et c'est dans ce milieu que la majeure partie de leur évolution s'est déroulée. Apparemment, les premières étapes de l'évolution des vertébrés ont impliqué des mouvements d'aller et retour entre les environnements marins et d'eau douce. L'histoire évolutive de certains poissons s'est majoritairement déroulée dans les mers anciennes alors que pour d'autres elle a pris place dans l'eau douce. L'importance de l'eau douce dans l'évolution des poissons est prouvée par le fait que plus de 41 % de toutes les espèces de poissons occupent ce type de milieu bien que les habitats dulcicoles ne représentent qu'un très petit pourcentage (0,0093 % par volume) des ressources aquatiques sur terre.

## Synthèse de la section 18.1

Le sous-phylum des Crâniates inclut deux sous-phyla, les Hyperotrètes et les Vertébrés. Les Hyperotrètes sont représentés par les myxines et les vertébrés comprennent tous les autres poissons (Pétromyzontides, Chondrichthyens, Actinioptérygiens et Sarcoptérygiens) et les tétrapodes. Le lignage des crâniates remonte

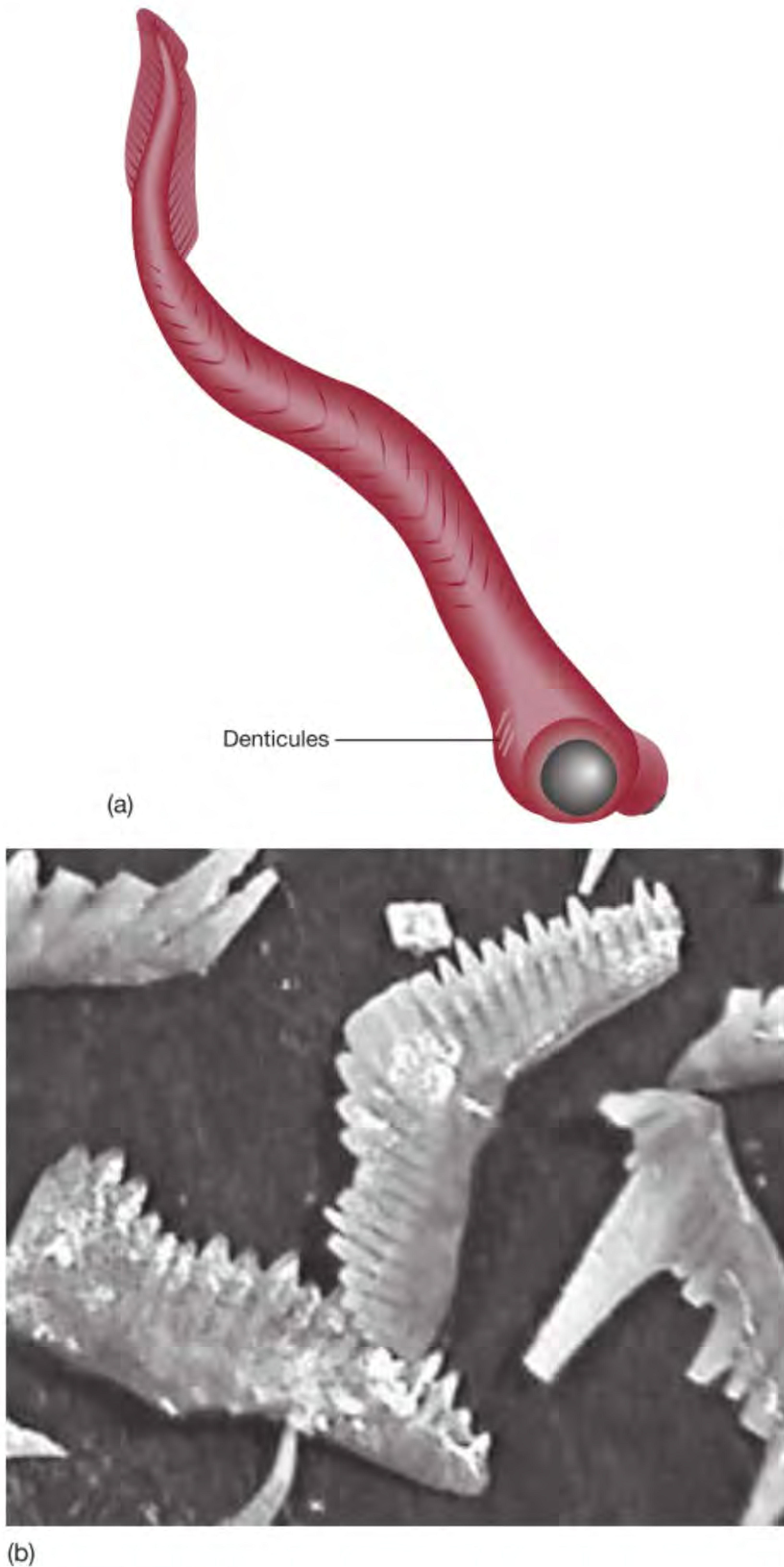



**FIGURE 18.3**

**Reconstruction d'un Conodonte (*Clydagnathus*).** (*a*) Une richesse de fossiles de conodontes a été trouvée dans des gisements qui datent de 510 mya. Ces animaux ont été assignés à différents phyla, mais des informations récentes conduisent beaucoup de zoologistes à les considérer comme des vertébrés précoces. Ils avaient 1 cm de long et leurs deux yeux volumineux, leur corps à allure d'anguille, les denticules comparables à des dents suggèrent qu'ils menaient une vie de prédateurs dans les mers préhistoriques. (*b*) Microphotographie des denticules fossilisés de conodonte. Ces denticules devaient être utilisées pour broyer la nourriture.

à plus de 500 millions d'années. Les fossiles les plus anciens révélant la présence de l'os datent d'environ 510 millions d'années.

***Pourquoi tous les poissons osseux n'ont-ils plus été rassemblés dans la seule classe des « Ostéichthyens » ?***

## 18.2 Survol des Poissons

### Compétences à acquérir

1. Expliquer comment vous pouvez déterminer si un poisson que l'on vous présente et qui a l'allure d'une anguille est membre de la classe des Myxines, des Pétromyzontides ou des Actinoptégrygiens.
2. Décrire les caractéristiques des membres de la classe des Chondrichthyens.
3. Faire la distinction entre les membres de la classe des Sarcoptérygiens et ceux de la classe des Actinoptérygiens.

La taxonomie des poissons a fait l'objet de débats depuis de nombreuses années. L'analyse cladistique moderne a abouti à des révisions complexes de la taxonomie de ce groupe de vertébrés. La Figure 18.2 inclut les tétrapodes en tant que membres de la superclasse des Gnathostomes. Leur intégration dans ce cladogramme souligne les relations des poissons avec les vertébrés terrestres et fait du lignage un ensemble monophylétique. Les tétrapodes sont traités dans les Chapitres 19 à 22.

### Infraphylum des Hyperotrètes – Classe des Myxines

La classe des Myxines (Gr. *myxa*, visqueux) compte environ 20 espèces réparties en quatre genres. Leur tête est soutenue par des barres cartilagineuses et leur cerveau est enfermé dans une capsule fibreuse. Elles sont dépourvues de vertèbres et la notochorde demeure la structure axiale de support. Elles ont quatre paires de tentacules sensoriels qui entourent la bouche et des glandes à mucus ou glandes visqueuses ventrolatérales qui produisent des quantités importantes de mucus (Figure 18.4). Les myxines sont trouvées dans les eaux marines froides des Hémisphères Nord et Sud. La plupart des zoologistes les considèrent maintenant comme le groupe le plus primitif de crâniates.

Les myxines vivent enfouies dans le sable et la vase des environnements marins, où elles se nourrissent des invertébrés à corps mou et des poissons morts ou moribonds. Quand les myxines trouvent des poissons dans cet état, elles s'y introduisent par la bouche et mangent le contenu du corps ne laissant qu'un sac de peau et d'os. Les pêcheurs à la ligne doivent lutter contre les myxines qui s'attaquent aux appâts accrochés aux hameçons. Les myxines ont la

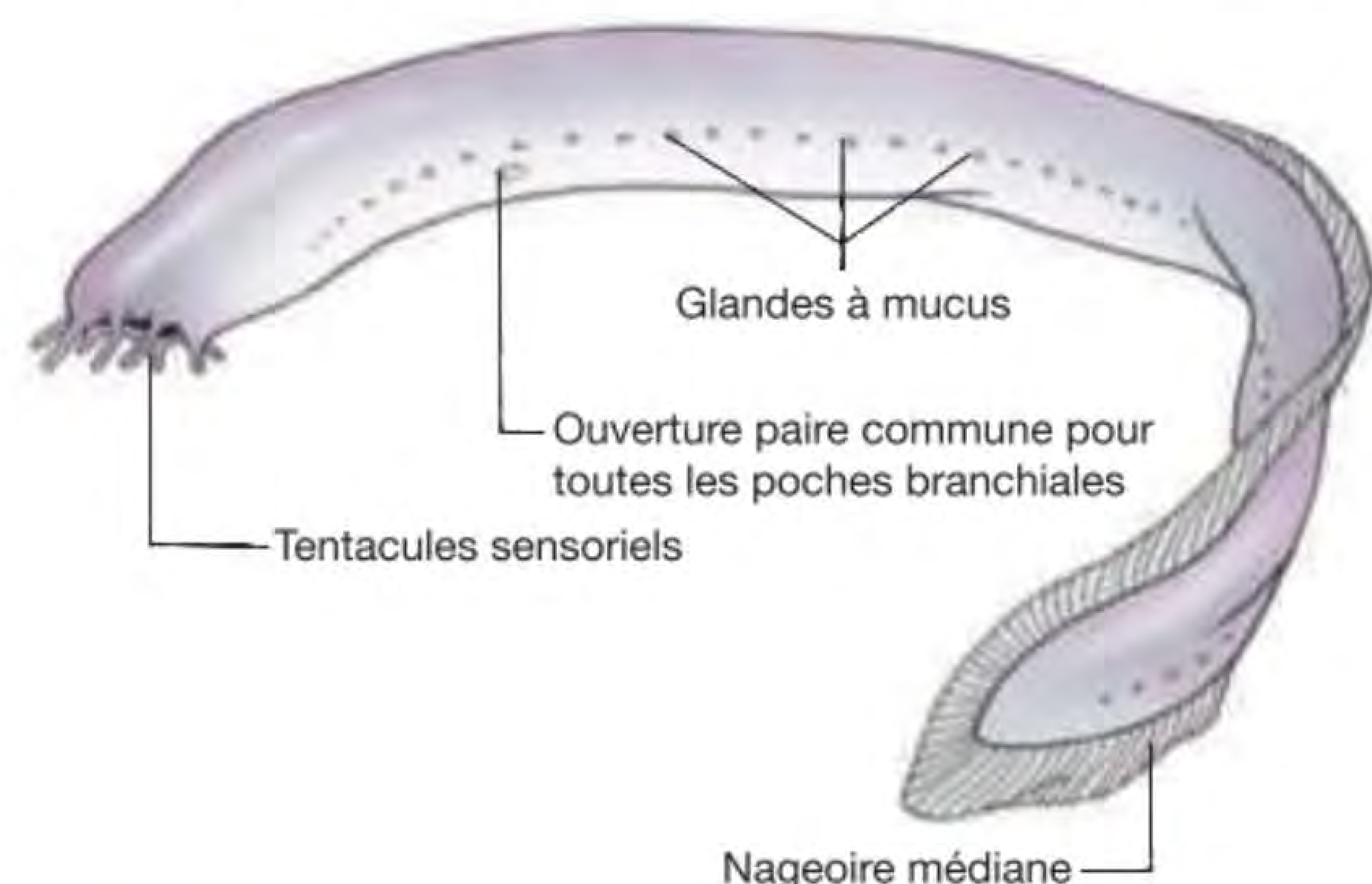



**FIGURE 18.4**

**Classe des Myxines.** Structure externe d'une myxine.

fâcheuse habitude d'avaler un hameçon si profondément qu'il peut, assez fréquemment, se loger près de l'anus. Le corps excessivement visqueux des myxines fait que tous les pêcheurs, à l'exception des plus téméraires, préfèrent couper leur ligne et accrocher un nouveau crochet. Certaines myxines sont maintenant des espèces en danger, suite à une pêche intensive pour leur peau – vendue comme « peau d'anguille ». On a peu d'informations sur la reproduction des myxines.

## Infraphylum des Vertébrés – Ostracodermes, Lamproies et Poissons Gnathostomes

Les vertébrés sont caractérisés par la présence de vertèbres qui entourent le tube neural et joue le rôle d'axe squelettique primaire. Actuellement, la plupart des vertébrés font partie de la superclasse des Gnathostomes. Ils comprennent les poissons à mâchoires et les tétrapodes. Il y a 400 millions d'années, ce n'était pas le cas – les ostracodermes sans mâchoires furent un groupe très précoce de vertébrés qui connut un grand succès.

### *Les ostracodermes*

Les ostracodermes sont des agnathes éteints qui se répartissent dans plusieurs classes. Les fossiles des scorpions aquatiques prédateurs (phylum des Arthropodes (*voir Figure 14.7*)) sont souvent trouvés avec les ostracodermes fossiles. Apparemment peu actifs, voire assez engourdis, la cuirasse qui les recouvrait était probablement leur seul moyen de défense. Ils habitaient les fonds et leur taille était à peu près de 15 cm (Figure 18.5). La plupart avaient probablement un comportement alimentaire de filtreurs, filtrant la substance organique suspendue dans l'eau ou extrayant les annélides et d'autres animaux des sédiments vaseux. Quelques ostracodermes pouvaient utiliser les plaques osseuses qui entouraient leur bouche comme des mâchoires pour fragmenter les coquilles de gastéropodes ou l'exosquelette d'arthropodes.



**FIGURE 18.5**

**Interprétation artistique d'un plancher marin datant du silurien.** Deux ostracodermes, *Pteraspis* et *Anglaspis*, sont représentés sur le fond.

### *Classe des Pétromyzontidés*

Les lamproies sont les agnathes de la classe des Pétromyzontidés (Gr. *petra*, rocher + *myzo*, ventouse + *odontos*, dents). Ce sont des habitants assez communs des environnements marins et d'eau douce des régions tempérées. La plupart des lamproies adultes sont prédateurs d'autres poissons et les larves capturent la nourriture par filtration. La bouche d'un adulte a la forme d'une ventouse et est entourée de lèvres qui sont sensorielles et servent également à la fixation. De nombreuses dents épidermiques bordent la bouche et recouvrent une structure mobile ressemblant à une langue (Figure 18.6). Les adultes s'attachent aux proies par les lèvres et les dents et utilisent la langue pour râper les écailles. Les lamproies ont des glandes salivaires avec des sécrétions anticoagulantes et se nourrissent principalement du sang de leur proie. Quelques-unes, toutefois, ne sont pas prédatrices. Certains membres du genre *Lampetra*, les lamproies de rivières, en sont un exemple. Leurs stades larvaires durent environ trois ans et les adultes ne se nourrissent pas, ni ne quittent leur courant d'eau. Ils se reproduisent peu après la métamorphose, puis meurent.

Les adultes des lamproies de mer (*Petromyzon marinus*) vivent dans l'océan ou dans les grands lacs. Vers la fin de leur vie, ils migrent – parfois sur des centaines de miles – vers un lieu de ponte dans un cours d'eau douce. Une fois le lieu de ponte atteint, dans



**FIGURE 18.6**

**Classe des Pétromyzontidés.** Une lamproie (*Petromyzon marinus*). Noter la bouche en forme de ventouse et les dents utilisées pour se nourrir sur d'autres poissons.

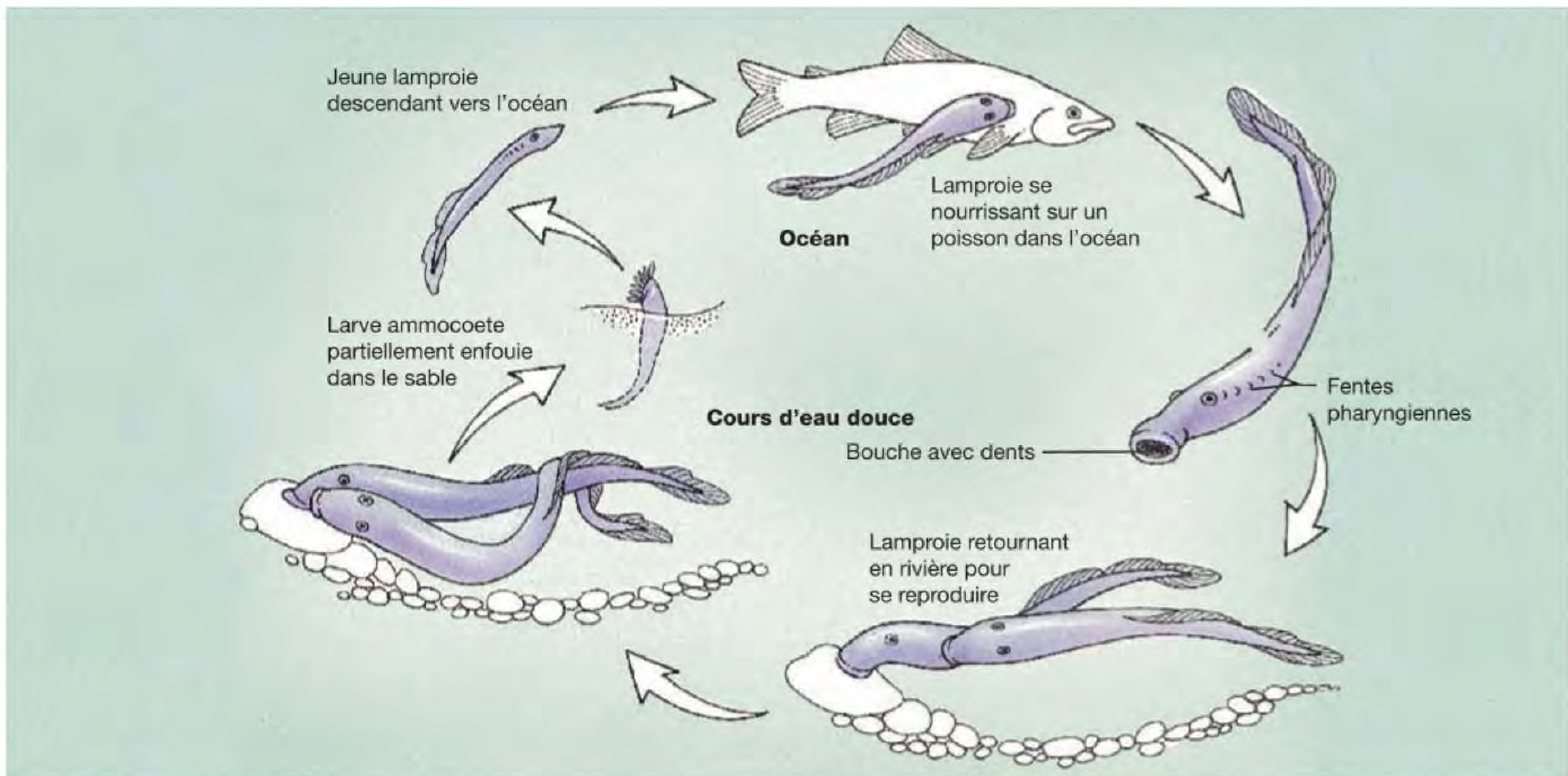



**FIGURE 18.7**

**Structure externe et histoire de vie de la Lamproie de Mer.** Les lamproies de mer se nourrissent dans les océans et, vers la fin de leur vie, migrent dans les rivières où elles se reproduisent. Elles déposent les œufs dans des nids construits sur le fond et les jeunes larves ammocoetes éclosent en environ trois semaines. Les larves ont un comportement alimentaire de filtreurs, jusqu'à ce qu'elles atteignent la maturité sexuelle.

des eaux peu profondes, mais à courant rapide, elles commencent à construire un nid en creusant de petites dépressions dans le substrat. Quand le nid est prêt, une femelle se fixe à un caillou par la bouche. Un mâle s'attache à la tête de la femelle par sa bouche et entoure son corps (Figure 18.7). Les œufs sont émis par petits paquets pendant plusieurs heures et la fécondation est externe. Les œufs relativement collants sont ensuite recouverts de sable.

Les œufs éclosent approximativement trois semaines plus tard et libèrent des larves ammocètes. Les larves se dirigent plus bas vers des substrats plus meubles, s'enfoncent dans le sable et la vase et se nourrissent par filtration à la manière des amphioxus (*voir Figure 17.9*).

Entre trois et sept ans les larves ammocètes croissent et passent de 7 mm à environ 17 cm. Dans les derniers stades, sur une période qui dure plusieurs mois, elles se métamorphosent et deviennent progressivement adultes. La bouche devient circulaire, prend la forme d'une ventouse, et les dents, la langue et la musculature buccale se développent. Les lamproies quittent la vase et entament un voyage vers la mer pour débuter la vie de prédateurs. Les adultes remontent une fois seulement vers la source de leur cours d'eau pour pondre puis mourir.

## *Superclasse des Gnathostomes – Vertébrés à mâchoires*

Les mâchoires des vertébrés dérivent de la paire la plus antérieure d'arcs branchiaux (axes squelettiques des fentes pharyngiennes). Cet événement extrêmement important dans l'évolution des vertébrés a permis une ventilation branchiale plus efficace et la capture et l'ingestion d'une variété de sources alimentaires. De façon similaire, l'apparition des membres pairs a constitué un autre événement important de cette évolution. La question de leur origine a fait l'objet de nombreux débats depuis des années et n'est pas encore résolue. En l'absence d'appendices pairs, les poissons, nous l'avons indiqué plus haut, étaient peu actifs et vivaient sur le fond. Une activité accrue sans appendices pairs aurait entraîné une grande instabilité. Les membres pairs peuvent être utilisés pour contrer la tendance au roulement durant la locomotion. Ils contrôlent l'inclinaison, fournissent la force de propulsion et jouent le rôle de gouvernails impliqués dans l'orientation latérale du mouvement. Les nageoires pectorales sont situées juste derrière la tête et les nageoires pelviennes sont localisées ventralement et plus postérieurement (Figure 18.8). L'apparition des mâchoires et des membres pairs a du révolutionner la vie des premiers poissons. Les deux ont contribué à l'acquisition du mode de vie prédateur de beaucoup de poissons. La possibilité de se nourrir de façon plus efficace a eu pour conséquence la production d'une progéniture plus abondante et l'exploitation de

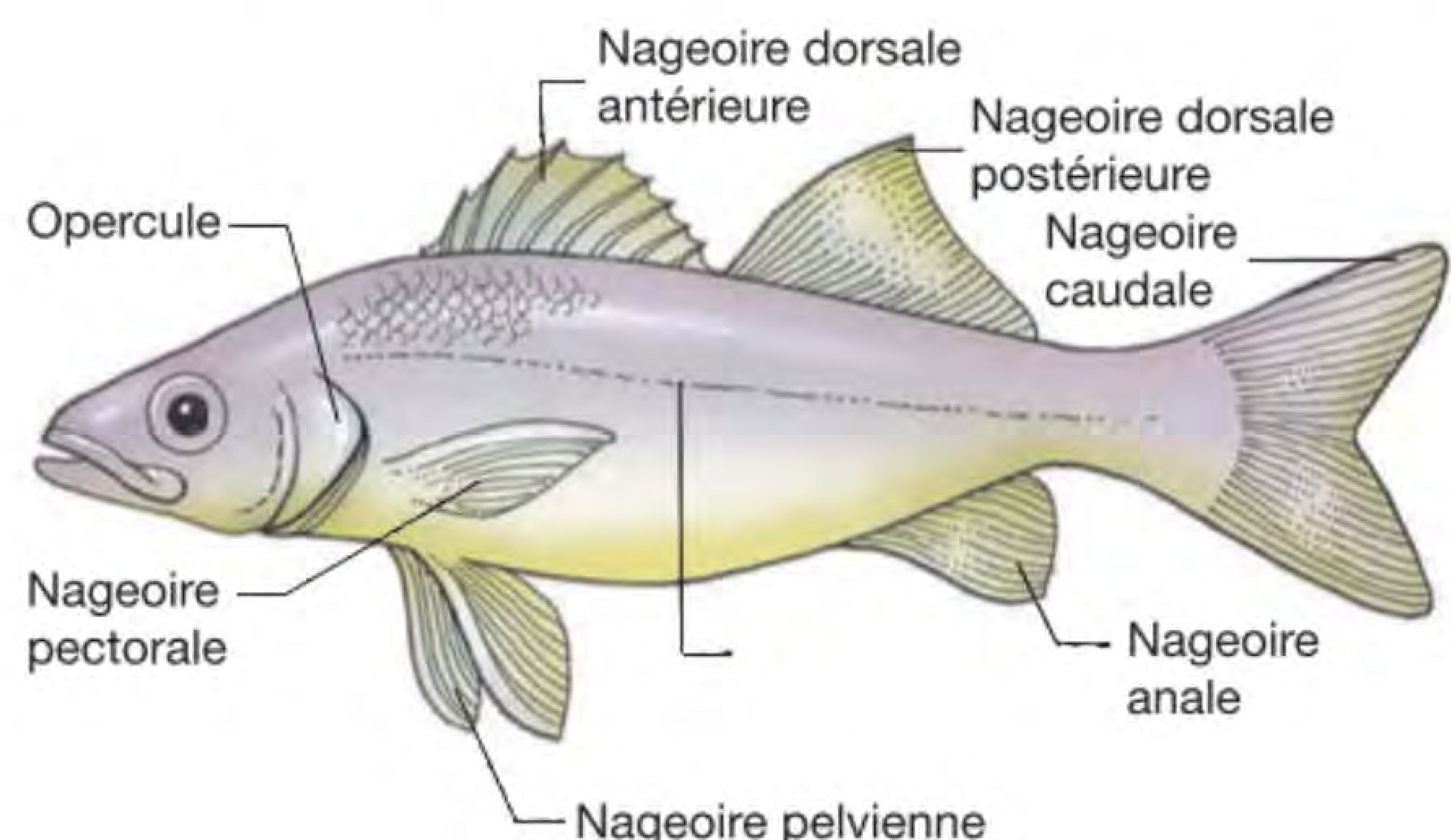



**FIGURE 18.8**

**Appendices pairs pectoraux et pelviens.** Les appendices d'un gnathostome. Ces appendices sont secondairement réduits chez quelques espèces.

nouveaux habitats. La conquête de nouveaux habitats a favorisé, en retour, la radiation adaptative des poissons. Les résultats de cette radiation adaptative sont décrits dans ce chapitre.

Trois classes de gnathostomes vivent encore actuellement : les poissons cartilagineux (classe des Chondrichthyens) et deux groupes de poissons osseux (classes des Actinoptérygiens et des Sarcoptérygiens). Une autre classe, celle des poissons cuirassés ou placodermes comprend les premiers poissons à mâchoires (*voir Figure 18.2*). Ils sont actuellement éteints et n'ont pas laissé de descendants. Un quatrième groupe de poissons anciens, éteints, les acanthodiens, semble plus étroitement apparenté aux poissons osseux.

***Classe des Chondrichthyens*** Les membres de cette classe (Gr. *chondros*, cartilage + *ichthyos*, poisson) sont les requins, les raies et les chimères (*voir Tableau 18.1*). La plupart des chondrichthyens sont carnivores ou nécrophages et beaucoup sont marins. En plus d'une bouche munie de mâchoires et de paires d'appendices, les chondrichthyens possèdent des écailles placoïdes et un endosquelette cartilagineux.

La sous-classe des Élasmobranches (Gr.*elasmos*, plaque métallique + *branchia*, branchies), représentée par les requins et les raies, renferme environ 820 espèces (Figure 18.9). Les requins apparaissent durant le Dévonien, il y a à peu près 375 millions d'années. L'absence de certains traits structuraux des poissons osseux (comme une vessie natatoire pour contrôler la flottabilité, un opercule qui protège les branchies et un squelette osseux) est parfois interprétée comme preuve du caractère primitif des élasmobranches. Ceci est faux et ne tient pas compte du fait que ces caractéristiques sont des adaptations différentes de deux groupes soumis à des pressions de sélection similaires. Quelques-unes de ces adaptations sont décrites plus loin dans ce chapitre.

La peau des requins, rugueuse, renferme des écailles dermiques placoïdes (Figure 18.10*a*). Ces écailles sont dirigées postérieurement et donnent à la peau cette rugosité et cette texture de papier de verre. (De fait, la peau séchée de requin a été utilisée comme papier de verre). L'orientation des écailles, pointée postérieurement, réduit également les frottements avec l'eau lorsque le requin nage.

Les dents des requins sont des écailles placoïdes modifiées. La rangée de dents insérées sur la bordure externe de la mâchoire est soutenue par des rangées de dents attachées à une bande ligamenteuse qui couvre le cartilage de la mâchoire à l'intérieur de la bouche. Les dents externes, utilisées, s'usent et sont remplacées par les autres dents qui se déplacent vers l'avant. Chez les jeunes requins, le remplacement est rapide avec une nouvelle rangée de dents mise en place tous les sept ou huit jours (Figure 18.10*b*). Les couronnes de dents des différentes espèces sont adaptées à ciseler et déchirer les proies ou à broyer les coquilles de mollusques.

La taille des requins se situe entre moins d'un mètre (exemple, *Squalus*, le spécimen de dissection des laboratoires) à plus de 10 m (exemples, requins pélerins et requins baleines). Les plus grands des requins actuels ne sont pas prédateurs, mais se nourrissent par filtration d'eau (ce sont des microphages N. d. T.). Leurs arcs pharyngiens sont modifiés pour retenir le plancton. Les requins les plus féroces et les plus à craindre sont le grand requin blanc (*Carcharodon*) et le mako (*Isurus*). Les spécimens éteints ont pu atteindre des longueurs de 15 m ou plus.

Les raies sont adaptées à vivre sur le fond de l'océan. Elles évoluent généralement dans des eaux peu profondes et utilisent leurs dents émoussées pour se nourrir d'invertébrés. La modification la plus spectaculaire, en relation avec la vie sur le fond océanique, est l'expansion latérale des nageoires pelviennes qui miment des ailes.

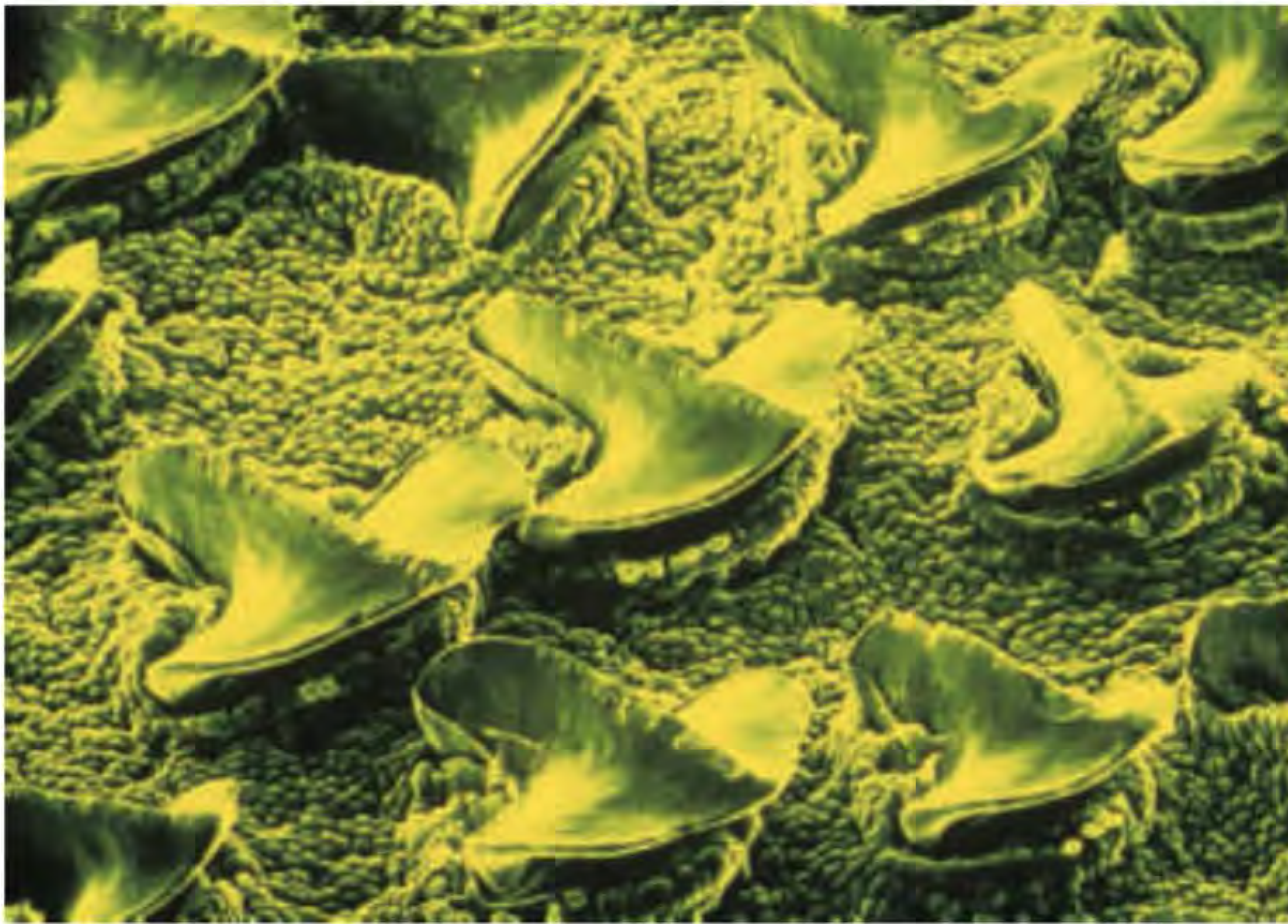

(a)


(b)


(c)

**FIGURE 18.9**

**Classe des Chondrichthyens.** (*a* et *b*) Sous-classe des Élasmobranches. (*a*) Un requin de récif des Caraïbes (*Carcharhinus perezi*) et (*b*) Une raie ronde réticulée ou raie au long de boudine (*Urolophus concentricus*). (*c*) Sous-classe des Holocéphales. La chimère (*Hydrolagus colliei*).


(a)

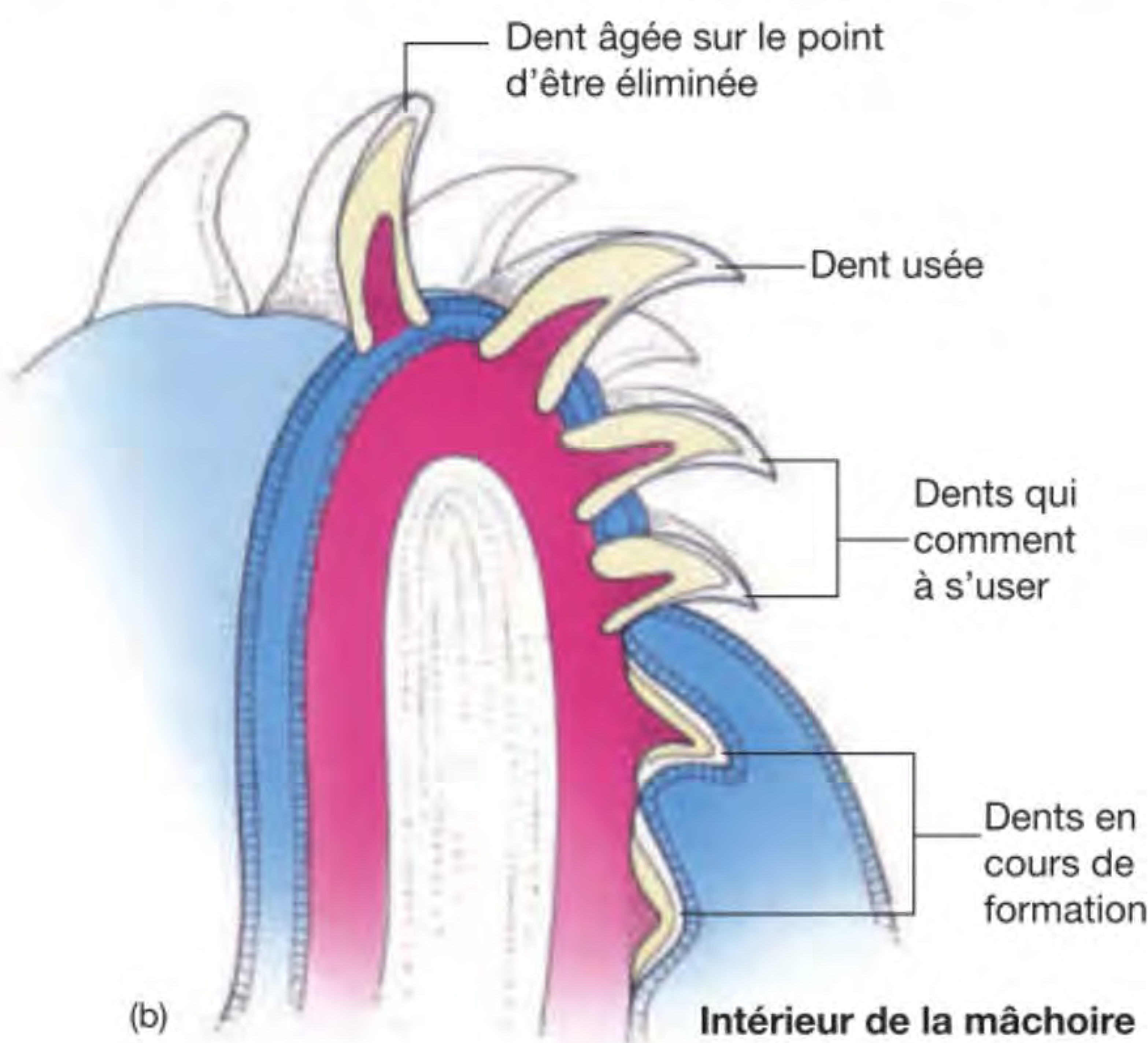



**FIGURE 18.10**

**Écailles et dents de requins.** (*a*) Section de peau de requin agrandie pour montrer les écailles placoïdes pointées postérieurement (MEB × 500). (*b*) Les dents de requins se développent comme des écailles placoïdes modifiées. De nouvelles dents se déplacent continuellement de l'intérieur vers l'extérieur de la mâchoire et remplacent les vieilles dents. (*b*) *De R. SHARKS OF THE WORLD. Copyright © 1985 Cassel PLC. London.*

La locomotion est assurée par des vagues dorso-ventrales de contractions musculaires qui progressent postérieurement le long des nageoires. Fréquemment, des patrons de coloration élaborés de la surface dorsale permettent à l'animal de se camoufler efficacement. La raie à aiguillon (raie Pastenague, *Dasyatis*) a une queue modifiée en un fouet défensif avec un groupe d'écailles placoïdes modifiées en un dard venimeux (*voir Figure 18.9b*). Ce groupe comprend également les raies électriques (*Narcine* et *Torpedo*) et les raies manta (*Manta*).

Le second groupe important de Chondrichthyens est représenté par la sous-classe des Holocéphales (Gr. *holos*, entier + *kephalidos*, tête), qui contient environ 30 espèces. Un membre fréquemment étudié, *Chimaera*, possède une tête large munie d'une petite bouche entourée de grandes lèvres. Une queue étroite, effilée leur confère une allure étrange qui est à l'origine du nom de chimères sous lequel ils sont communément connus (*voir Figure 18.9c*). Les holocéphales ont divergé des autres chondrichthyens il y a environ 350 millions d'années. Depuis cette période, ils ont acquis certaines spécialisations que l'on ne trouve pas chez les autres élasmobranches, notamment, la différenciation d'un **opercule** et des dents groupées en plaques masticatrices qui broient les coquilles de mollusques. Les holocéphales n'ont pas d'écailles.

## *Poissons osseux*

Les poissons osseux ont pour caractéristiques la présence d'au moins quelques os dans leur squelette et/ou des écailles, d'un opercule osseux qui recouvre les fentes branchiales et des poumons ou une vessie natatoire. Chaque groupe, qui renferme au moins 24 000 espèces et qui est dominant dans la plupart des habitats aquatiques sur terre, peut être considéré, dans une perspective évolutive, comme ayant eu du succès.

Les premiers fossiles de poissons osseux ont été découverts dans les dépôts de la fin du Silurien (datant approximativement de 405 millions d'années). Pendant la période Dévonienne (350 millions d'années), les deux classes de poissons osseux étaient en pleine radiation adaptative (*voir Tableau 18.1 ; voir également Figure 18.2*).

***Classe des Sarcoptérygiens*** Les membres de la classe des Sarcoptérygiens (Gr. *sark*, chair + *pteryx*, nageoire) ont des lobes musculaires associés à leurs nageoires et utilisent généralement des poumons pour assurer les échanges gazeux. Un groupe de Sarcoptérygiens correspond aux dipneustes (poissons à poumons). Ils ne sont plus représentés actuellement que par trois genres qui vivent dans des régions où des sécheresses saisonnières sont fréquentes. Quand les lacs d'eau douce et les rivières commencent à stagner et à s'assécher, ces poissons utilisent leurs poumons pour respirer l'air (Figure 18.11). Quelques-uns (*Neoceratodus*) habitent les eaux douces du Queensland, en Australie. Ils survivent à la stagnation en respirant l'air, mais, dans les conditions normales, ils utilisent leurs branchies et ne peuvent pas résister à un assèchement total. D'autres vivent dans les rivières et les lacs d'eau douce d'Afrique tropicale (*Protopterus*) et d'Amérique du Sud tropicale (*Lepidosiren*). Ils survivent en période d'assèchement dans des terriers ou tunnels qu'ils creusent dans la vase. Ils maintiennent une voie d'air ou cheminée d'aération étroite et ouverte. Ils peuvent rester en estivation pendant six mois ou plus. (L'estivation est un stade de dormance qui permet à un animal de résister aux périodes de chaleur et de sécheresse). Quand la pluie remplit à nouveau les lacs et le lit des rivières, les dipneustes émergent de leurs terriers pour se nourrir et se reproduire.

Les coelacanthes sont les membres du second groupe de Sarcoptérygiens. Les fossiles les plus récents de coelacanthes datent



**FIGURE 18.11**

**Classe des Sarcoptérygiens.** Le dipneuste *Lepidosiren paradoxa* a des poumons qui lui permettent de résister à la stagnation de son habitat.



**FIGURE 18.12**

**Un Sarcoptérygien, le Cœlacanthe.** *Latimeria* est le seul Cœlacanthe survivant connu.

de plus de 70 millions d'années. C'est en 1938, toutefois, que des gens pêchant dans les eaux profondes de la côte d'Afrique du Sud ramenèrent un poisson qui fut identifié comme étant un coelacanthe (Figure 18.12). Depuis, d'autres spécimens ont été attrapés dans les eaux profondes autour des îles Comores et de Madagascar. La découverte de ce poisson, *Latimeria chalumnae*, a été un événement important, car jusqu'à cette date, les coelacanthes n'étaient connus qu'à l'état fossile. Il est volumineux – plus de 80 kg – et a des écailles lourdes. Une deuxième espèce de coelacanthe, *Latimeria menadoensis*, a été découverte près des côtes d'Indonésie. Les coelacanthes anciens vivaient dans les lacs d'eau douce et les rivières ; ainsi, les ancêtres de *Latimeria* ont dû se déplacer des habitats d'eau douce aux eaux marines profondes.

Un troisième groupe de sarcoptérygiens, les Tétrapodomorphes, s'est éteint avant la fin de la période Paléozoïque. Ce groupe renferme les ancêtres des amphibiens et de tous les tétrapodes. Ils sont traités à la fin de ce chapitre.



**Animation**
**Poisson osseux**

***Classe des Actinoptérygiens*** La classe des Actinoptérygiens (Gr. *aktis*, rayon + *pteryx*, nageoire) renferme les poissons parfois dénommés poissons à nageoires rayonnées, car elles sont dépourvues de lobe musculaire. Ils possèdent généralement une **vessie natatoire**, sac rempli de gaz localisé contre la paroi dorsale de la cavité corporelle et qui régule la flottabilité. Les zoologistes se rendent compte maintenant qu'il y a eu beaucoup de points de divergence au cours de l'évolution des Actinoptérygiens.

Un groupe d'actinoptérygiens, celui des chondrostéens, comprend beaucoup d'espèces florissantes durant le Permien, le Trias et le Jurassique (de 215 à 120 millions d'années), mais seules 25 espèces vivent actuellement. Les chondrostéens ancestraux avaient un squelette osseux, mais les formes d'aujourd'hui, les esturgeons et les spatules, ont un squelette cartilagineux. Les chondrostéens ont aussi une nageoire caudale (queue) à lobe supérieur de grande taille.

La plupart des esturgeons vivent en mer et migrent dans les rivières pour se reproduire (Figure 18.13*a*). (Quelques esturgeons vivent dans les eaux douces, mais conservent le comportement migratoire des formes marines apparentées). Ce sont des poissons volumineux (plus de 1 000 kg) dont la partie antérieure du corps est recouverte de plaques osseuses. Des écailles épaisses sont présentes sur les côtés. La bouche est petite et les mâchoires sont sans vigueur. Les esturgeons se nourrissent d'invertébrés en fouillant la vase avec leur museau. Les esturgeons, estimés pour leurs œufs qui constituent le caviar, ont fait l'objet de pêches intensives et dévastatrices.

Les spatules sont des chondrostéens, de grande taille, vivant dans les eaux douces. Ils ont un rostre élargi en bec de canard richement innervé et pourvu d'organes sensoriels supposés être sensibles aux faibles champs électriques (Figure 18.13*b*). Ils nagent avec la bouche ouverte, filtrant ainsi des crustacés et de petits poissons. Ils sont principalement présents dans les lacs et les grandes rivières du bassin du Mississippi et en Chine (dans le Yang Tsé Kiang).

Le groupe le plus important d'actinoptérygiens (Néoptérygiens) a été florissant pendant le jurassique, succédant ainsi à la plupart des chondrostéens. Les deux genres les plus primitifs sont dans les douces tempérées ou chaudes de l'Amérique du Nord. *Lepisosteus*, le gar ou garpike, a des écailles épaisses et des mâchoires allongées



(a)



(b)

**FIGURE 18.13**

**Classe des Actinoptérygiens, les Chondrostéens.** (*a*) Les esturgeons shovelnose (nez en forme de pelle N. d. T.) (*Scaphirhynchus platorhynchus*). Les esturgeons sont antérieurement recouverts de lourdes plaques osseuses et postérieurement par des écailles. Le rostre caractéristique d'une spatule (*Polydon spathula*) est enrichi en structures sensorielles densément innervées et probablement impliquées dans la détection de faibles champs électriques. Noter la bouche ouverte en position de capture de la nourriture par filtration.



(a)



(b)



(c)

**FIGURE 18.14**

**Classe des Actinoptérygiens, les Téléostéens.** (*a*) Les poissons plats, comme la plie rouge (*Pseudopleuronectes americanus*), ont les deux yeux sur le côté droit de la tête, et reposent souvent sur leur côté entièrement ou partiellement enfouis dans le substrat. (*b*) Le vivaneau à queue jaune (*Ocyurus chrysurus*) est un poisson de pêche populaire et une nourriture appréciée trouvé au large des eaux tropicales. Il atteint une longueur de 75 cm et un poids de 2,5 kg. (*c*) Le fringehead (tête frangée) sarcastique (*Neoclinus blanchardii*) se retire dans des creux du fond vaseux de l'océan. C'est un prédateur agressif qui peut charger et mordre n'importe quel intrus.

à l'aide desquelles il capture les poissons. *Amia* est communément connu sous le nom de poisson-castor. La plupart des poissons actuels sont membres de ce groupe et font plus précisément partie des téléostéens ou poissons osseux modernes. Après avoir divergé des anciens actinoptérygiens marins vers la fin du trias, les téléeostéens ont connu une diversification évolutive remarquable et se sont pratiquement adaptés à tous les habitats aquatiques (Figure 18.14). Le nombre d'espèces de téléostéens est supérieur à 24 000.

La section suivante explore quelques-unes des clefs qui ont conduit au succès évolutif de ce grand groupe de vertébrés. Une partie de la réponse concernant le pourquoi d'une telle réussite tient à ce que 73 % de la surface terrestre sont occupés par l'eau et que d'abondants habitats aquatiques sont donc disponibles. Beaucoup d'autres animaux aquatiques n'ont toutefois pas connu le même succès. La clef de la réussite des poissons se trouve donc ailleurs, dans leur remarquable capacité à s'adapter à un environnement exigeant. Des systèmes respiratoires hautement efficaces permettent aux poissons d'extraire l'oxygène d'un environnement qui en contient peu par unité de volume ; des structures locomotrices tout aussi efficaces leur permettent de se déplacer dans un milieu de flottaison visqueux ; des systèmes sensoriels performants qui comprennent, en plus des systèmes typiques de vertébrés, une ligne latérale qui détecte les ondes à basse pression et un système d'électroréception ; enfin, des mécanismes de reproduction optimisés qui assurent la production d'un nombre écrasant de descendants.

## Synthèse de la section 18.2

Les membres de la classe des Myxines possèdent 5 à 15 paires de fentes pharyngiennes et des glandes à mucus ou glandes visqueuses. Ce sont des nécrophages marins qui se nourrissent de poissons morts ou moribonds. Les lamproies appartiennent à la classe des Pétromyzontidés. Les adultes ont une bouche en forme de ventouse, une langue râpeuse et sont prédateurs d'autres poissons. Les Gnathostomes ont des mâchoires et des appendices pairs. Les gnathostomes de la classe des Chondrichthyens comprennent les requins et les raies. Ils possèdent des écailles placoïdes et un endosquelette cartilagineux. Les poissons osseux sont membres des classes des Sarcoptérygiens et des Actinoptérygiens. Les Sarcoptérygiens ont des nageoires avec des lobes musculaires et respirent généralement à l'aide de poumons. Les tétrapodes font partie de leurs descendants. Les Actinoptérygiens ont des nageoires dépourvues de lobe musculaire, mais possèdent des vessies natatoires indispensables au contrôle de la flottabilité. La radiation adaptative de ce groupe a conduit à une diversité impressionnante d'espèces.

***Quelles caractéristiques majeures distinguent chacune des classes de poissons ?***

# 18.3 Pressions évolutives

## Compétences à acquérir

1. Expliquer comment les poissons effectuent les échanges de gaz entre l'eau et le sang.
2. Mettre en valeur la relation entre les vessies natatoires des actinoptérygiens et les poumons de sarcoptérygiens.
3. Justifier le constat selon lequel le « poisson d'eau douce et le poisson marin font face à des problèmes d'osmorégulation très différents mais à des problèmes d'excrétion très similaires ».

Pourquoi un poisson ressemble-t-il à un poisson ? Cette question n'a pas de réponse si on tient compte du fait que certains traits des animaux sont sélectivement neutres et donc ni n'améliorent ni ne nuisent à la condition physique générale. D'un autre point de vue, toutefois, les environnements aquatiques ont des caractéristiques physiques qui exercent des forces sélectives importantes sur les animaux aquatiques. Bien que les animaux se soient adaptés selon différentes voies aux environnements aquatiques, vous pouvez comprendre plusieurs aspects de la structure et des fonctions d'un poisson en étudiant son habitat. Cette section va vous aider à appréhender les différentes voies grâce auxquelles le poisson est adapté pour la vie dans l'eau.

## Locomotion

Représentez-vous une jeune enfant courant à toute vitesse sur une plage et dans l'océan. Elle atteint l'eau et commence à éclabousser. En premier, elle maintient les pieds en l'air entre chaque pas, mais, alors qu'elle progresse plus profondément, ses jambes rencontrent de plus en plus de résistance. Au moment où l'élan du haut de son corps la fait tomber en avant, elle recourt à de laborieux et difficiles mouvements de nage. La densité de l'eau rend le mouvement difficile et coûteux. Pour un poisson, toutefois, nager est moins coûteux énergétiquement que ne l'est de marcher pour un organisme terrestre. La forme allongée (hydrodynamique) d'un poisson et les sécrétions muqueuses qui lubrifient la surface de son corps réduisent les frictions avec l'eau. La capacité de flotter dans l'eau contribue aussi à l'efficacité du mouvement. Un poisson dépense peu d'énergie pour se maintenir contre la force de gravité.

Pour se déplacer, les poissons utilisent leurs nageoires et la paroi du corps pour exercer une poussée contre l'eau incompressible qui les entoure. Quiconque a mangé un filet de poisson a probablement remarqué l'arrangement particulier des faisceaux de muscles en zigzag. Parce que les muscles s'étendent postérieurement et antérieurement de cette façon, la contraction de chaque faisceau peut affecter une portion relativement importante de la paroi du corps. La nage rapide de certains poissons comme les thons et les maquereaux est très efficace, car elle met en jeu la nageoire caudale (queue), de grande taille et fourchue, qui réduit la turbulence susceptible d'interférer avec la progression vers l'avant.

## Nutrition et système digestif

Les premiers poissons étaient probablement des filtreurs d'eau et des nécrophages qui tamisaient la vase des planchers marins anciens pour récupérer la matière organique en décomposition d'annélides, de mollusques ou d'autres invertébrés vivant sur le fond. Le comportement alimentaire des poissons a dramatiquement changé quand la différenciation des mâchoires les a transformés en prédateurs efficaces.

La plupart des poissons actuels sont des prédateurs et passent une grande partie de leur vie à chercher la nourriture. La nature des proies varie énormément. Certains se nourrissent d'invertébrés planctoniques ou vivant dans ou sur le substratum. Beaucoup ont pour proies des vertébrés. Par ailleurs, le type de nourriture qu'ingère un poisson varie à différents moments de sa vie. Par exemple, à un stade larvaire, les proies sont planctoniques alors qu'au stade adulte, ce sont des organismes de plus grande taille, annélides ou petits poissons. Les poissons avalent généralement les proies en entier. Les dents capturent et maintiennent la proie et quelques poissons ont des dents modifiées pour broyer les coquilles de mollusques ou l'exosquelette des arthropodes. Ils attrapent souvent la proie par succion en fermant l'opercule et ouvrant simultanément et rapidement la bouche, ce qui crée une dépression qui entraîne l'eau et la proie à l'intérieur de la cavité buccale.

D'autres stratégies de capture sont apparues. Les harengs, les spatules et les requins-baleines sont des microphages filtreurs. De longs processus branchiaux, appelés **branchiospines**, retiennent et piègent le plancton tandis que le poisson nage la bouche ouverte (*voir Figure 18.13b*). D'autres poissons, comme la carpe, se nourrissent de végétaux et de petits animaux. Quelques-uns, comme la lamproie, sont des ectoparasites pendant au moins une partie de leur vie. Certains encore sont essentiellement herbivores et ne mangent que des plantes.

Le tube digestif du poisson est identique à celui des autres vertébrés. Un élargissement qui correspond à l'estomac permet le stockage de repas importants, mais peu fréquents. Le petit intestin, toutefois, reste le site de la sécrétion enzymatique et de la digestion. La lumière de l'intestin des requins et d'autres élasmobranches est occupée par une valvule spirale et les poissons osseux ont des évaginations intestinales en doigts de gant ou caeca pyloriques qui augmentent les surfaces d'absorption et de sécrétion.

## Circulation et échange de gaz

Tous les vertébrés ont un système circulatoire clos dans lequel un cœur pompe le sang, qui renferme des globules rouges contenant de l'hémoglobine, et le distribue dans des séries d'artères, de capillaires et de veines. L'apparition des poumons chez les poissons est à mettre en parallèle avec des changements dans l'organisation des appareils circulatoires des vertébrés. Ces changements sont associés à la perte des branchies, l'acheminement du sang aux poumons et la séparation du sang oxygéné et du sang désoxygéné dans le cœur.

Le cœur des vertébrés se différencie, au cours de l'embryogenèse, à partir de quatre renflements de l'aorte ventrale. Chez les poissons, le sang drainé par le système veineux s'écoule du sinus veineux à paroi très fine à l'oreillette ou atrium à paroi mince, mais musculaire puis au ventricule plus large, à paroi épaisse et très musculaire. Le ventricule est la structure de pompage principale. Le ventricule se prolonge par le cône artériel qui fait la connexion avec l'aorte ventrale. Chez les téléostéens, le cône artériel est remplacé par une expansion de l'aorte ventrale appelée le bulbe artériel (Figure 18.15*a*). L'aorte ventrale conduit le sang aux vaisseaux afférents des branchies, qui se résolvent en capillaires au niveau desquels il est oxygéné. Collecté par les vaisseaux branchiaux efférents il est acheminé vers l'aorte dorsale, puis distribué dans tout le corps où il s'engage dans une seconde série de capillaires. Il retourne ensuite au cœur par le système veineux.

Chez la plupart des poissons, le sang traverse le cœur une fois au cours d'une rotation autour du corps (circulation simple N. d. T.). Quelques poissons ont des poumons (dipneustes) et le mode de circulation est modifié. Comprendre ce nouveau mode de circulation est important, car il correspond à une préadaptation pour la vie terrestre. Chez le dipneuste la circulation branchiale persiste, mais un vaisseau pulmonaire s'est développé à partir de l'arc aortique VI (Figure 18.15*b*). Ce vaisseau correspond à l'artère pulmonaire. Le sang amené aux poumons retourne au cœur par les veines pulmonaires qui débouchent dans son côté gauche. L'oreillette et le ventricule du cœur de dipneuste sont partiellement divisés (le cloisonnement est donc imparfait). Le résultat est que les sangs oxygéné et désoxygéné ne sont pas totalement séparés. Une valve spirale qui cloisonne le cône artériel, toutefois, dirige le sang arrivé dans le côté droit du coeur vers l'artère pulmonaire et celui du côté

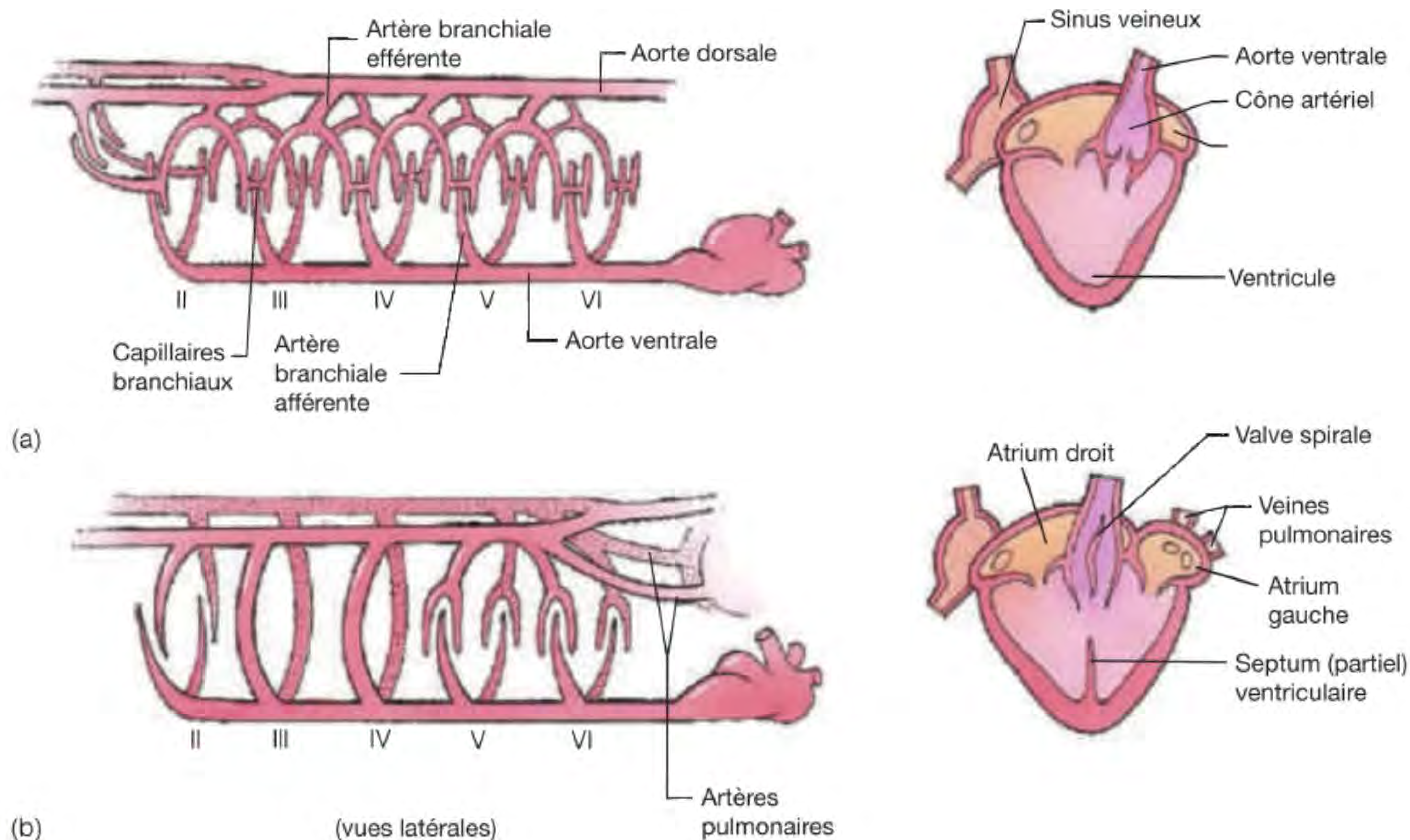



**FIGURE 18.15**

**Système circulatoire des poissons.** Diagrammes représentatifs des systèmes circulatoires des poissons osseux (*a*) et des dipneustes (*b*). Les cœurs sont en vue ventrale. Les branches principales des artères, qui transportent le sang vers les branchies ou à partir des branchies, sont appelées artères branchiales (ou embryologiquement arcs branchiaux) et sont numérotées en chiffres romains. L'arc branchial I est perdu au cours du développement embryonnaire.

gauche vers les autres arcs aortiques. Ainsi, chez les dipneustes, la circulation est double avec distinction entre un circuit pulmonaire et un circuit général ou systémique.

## *Échange des gaz*

Les poissons vivent dans un environnement qui contient moins de 2,5 % de l'oxygène présent dans l'air. Pour maintenir dans le flot sanguin des quantités adéquates d'oxygène, ils doivent donc drainer vers les branchies des quantités d'eau importantes pour en extraire le peu d'oxygène qu'elles renferment.

La plupart des poissons ont un mécanisme de pompage musculaire qui entraîne l'eau de la bouche au pharynx puis aux branchies et sortie au travers des fentes branchiales. Les muscles qui entourent le pharynx et la cavité operculaire, qui se situe entre les branchies et l'opercule, sont les moteurs de cette pompe (pompe bucco-pharyngo-operculaire).

Quelques élasmobranches et poissons osseux océaniques, comme les thons, maintiennent un courant d'eau en gardant la bouche ouverte pendant la nage. Cette méthode est appelée **ventilation de bélier**. Les élasmobranches n'ont pas d'opercule pour aider au pompage de l'eau et en conséquence certains requins doivent rester en mouvement pour survivre. D'autres, bien que dépourvus d'opercule, utilisent un processus de pompage similaire à celui qui vient juste d'être décrit. Ils ont des axes branchiaux dont les extrémités peuvent se rabattre et jouer le rôle de valves qui, en fermant l'ouverture des fentes branchiales, forment une cavité fonctionnellement comparable à la cavité operculaire des autres poissons. Les spiracles sont les premières fentes pharyngiennes modifiées, qui s'ouvrent juste en arrière des yeux et qui représentent une voie alternative de sortie pour l'eau qui est entrée dans le pharynx (N. d. T. la branchie qu'elle abrite est vestigiale et a perdu son rôle respiratoire ; c'est une « pseudo-branchie »).

Les échanges gazeux au travers des branchies sont très efficaces. Les **arcs branchiaux (ou viscéraux)** supportent les branchies. Les **filaments branchiaux** qui s'étendent le long de chaque arc portent un grand nombre de replis épithéliaux vascularisés appelés **lamelles branchiales** (Figure 18.1*a*, *b*). Les artères branchiales irriguent les branchies et les filaments branchiaux. Elles se ramifient et se résolvent en lits de capillaires dans les lamelles branchiales. Les échanges gazeux s'effectuent à leur niveau entre le sang et l'eau qui se déplacent en sens opposés de part et d'autre de l'épithélium lamellaire. Ce **mécanisme d'échanges à contre-courant** est très efficace, car il maintient un gradient de concentration entre le sang et l'eau sur toute la longueur du lit de capillaires (Figure 18. 16*c*, *d*).

## *Vessies natatoires et poumons*

La « perche grimpante » de l'Inde passe pratiquement toute sa vie hors de l'eau. Ces poissons, comme la plupart des poissons osseux, ont des chambres remplies de gaz qui portent le nom de **sacs pneumatiques**. Chez les poissons non téléostéens et quelques téléostéens, les sacs sont reliés à l'œsophage ou à une autre région du tube digestif par un canal pneumatique. L'air dégluti pénètre dans les sacs et les échanges gazeux s'effectuent au niveau de leur surface très vascularisée. Ainsi, chez la « perche grimpante » indienne, les dipneustes et les anciens rhipidistiens, les sacs pneumatiques ont et fonctionnent comme des poumons. Chez les autres poissons osseux, ils jouent le rôle de vessies natatoires.

La plupart des zoologistes croient que les poumons sont plus primitifs que les vessies natatoires. Une grande partie de l'évolution initiale des poissons osseux s'est déroulée durant le Dévonien dans les lacs et les courants d'eau douce chaude. Ces masses d'eaux devenaient fréquemment stagnantes et s'asséchaient périodiquement. Posséder des poumons dans de tels habitats était donc un gage de survie. L'évolution ultérieure des poissons osseux modernes

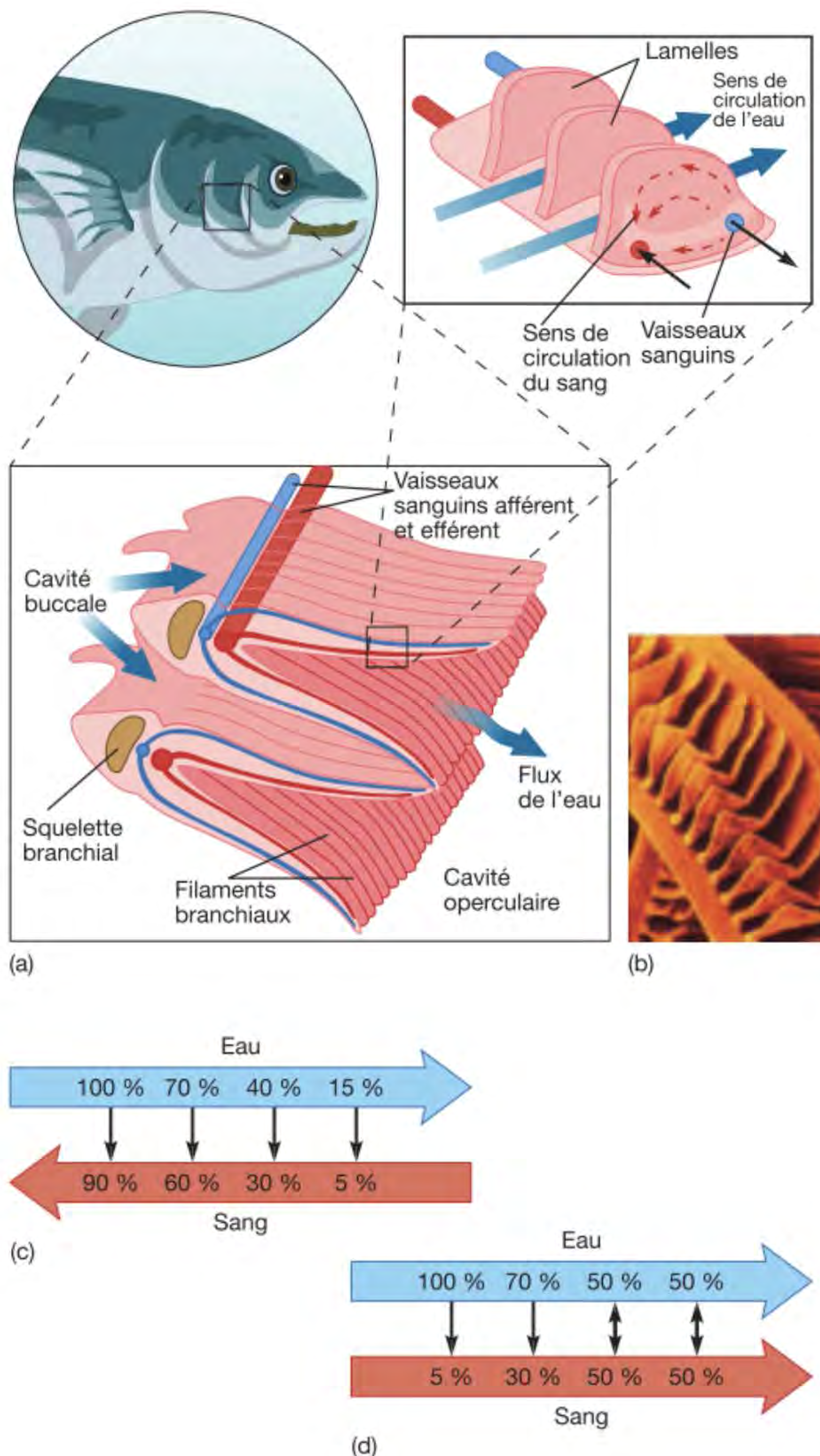



**FIGURE 18.16**

**Échanges gazeux au niveau des lamelles branchiales.** (*a*) Les arcs branchiaux sous l'opercule supportent deux rangées de filaments branchiaux. Le sang qui s'écoule dans les filaments branchiaux est amené par les artères branchiales afférentes et ces artères se résolvent en lits de capillaires dans les lamelles branchiales. L'eau et le sang circulent en sens inverse de part et d'autre des lamelles. (*b*) Micrographie électronique de l'extrémité d'un filament branchial de truite, montrant de nombreuses lamelles. (*c, d*) Une comparaison des échanges contre-courant et parallèle (ou concourant N. d. T.). L'eau circulant entre les lamelles est saturée en oxygène dans les deux cas. Dans l'échange à contre-courant (*c*) l'eau est au contact d'un sang qui est à peu près complètement oxygéné, mais un gradient de diffusion favorise encore le passage de plus d'oxygène de l'eau au sang. Comme l'eau continue à s'écouler entre les lamelles, elle perd de l'oxygène car le sang avec lequel elle est en contact a une concentration plus faible en oxygène. Ainsi un gradient de diffusion est maintenu tout le long des lamelles. Dans le cas où le sang et l'eau circulent en parallèle (*d*), l'oxygène diffusera de l'eau vers le sang jusqu'à ce que ses concentrations dans l'une et l'autre soient équivalentes et les échanges seront ainsi beaucoup moins efficaces.

s'est déroulée dans les mers et des environnements d'eau douce où le problème de la stagnation n'existait pas. L'implication des sacs pneumatiques dans le contrôle de la flottabilité est devenue alors une solution adaptative (Figure 18.17).

## *Régulation de la flottabilité*

Vous êtes-vous jamais posé la question de savoir pourquoi vous pouviez flotter dans l'eau ? L'eau est un milieu de support, mais cela n'est pas suffisant pour vous empêcher de couler. Même si vous renfermez une grande partie d'eau, d'autres composés entrant dans la constitution de vos tissus sont plus denses que l'eau. L'os, par exemple, est deux fois plus dense que l'eau. Vous pouvez flotter grâce aux poumons, organes de grande taille remplis d'air.

Les poissons maintiennent une position à la verticale dans une colonne d'eau d'une ou plusieurs façons différentes parmi les quatre possibles suivantes. La première est d'incorporer des composés de faible densité dans leurs tissus. Les poissons (particulièrement leurs poumons) sont saturés d'huiles. La seconde façon est d'utiliser les nageoires pour provoquer un effet ascenseur. Les nageoires d'un requin sont des dispositifs qui aident à créer cet effet alors qu'il se déplace dans l'eau. De plus, le grand lobe supérieur de sa nageoire caudale exerce une poussée vers le haut de l'extrémité postérieure du corps (*voir Figure 128.9a*). La troisième adaptation est une réduction des tissus lourds. Les os des poissons sont généralement moins denses que ceux des vertébrés terrestres. Une des caractéristiques adaptatives du squelette cartilagineux des élasmobranches tient probablement au fait que le cartilage est seulement à peine plus lourd que l'eau. La quatrième possibilité adaptative est la présence de la vessie natatoire. Un poisson régule la flottabilité en contrôlant précisément le volume de gaz présent dans sa vessie natatoire. (Vous pouvez mimer cela tandis que vous flottez dans l'eau. Comment l'expiration forcée du plus d'air possible retentit-elle sur la flottaison ?)

Le canal pneumatique connecte au tube digestif la vessie natatoire des gars, esturgeons et autres poissons osseux primitifs. Ils avalent, d'un coup, de l'air à la surface pour le forcer à s'engouffrer dans la vessie.

La plupart des téléostéens ont perdu la connexion fonctionnelle avec le tube digestif. Le sang libère des gaz (combinaisons variées d'azote et d'oxygène) dans la vessie par un mécanisme d'échange à contrecourant qui s'établit au niveau d'un réseau vasculaire appelé le rete mirabile (« réseau miraculeux »). Les gaz sont sécrétés du rete mirabile dans la vessie au travers d'une glande à gaz. Ils sont réabsorbés dans le sang dans la partie postérieure ou ovale de la vessie (*voir Figure 18.17c*).

# Fonctions nerveuses et sensorielles

Le système nerveux des poissons est organisé comme celui des autres vertébrés, avec cerveau et moelle épinière. Les récepteurs sensoriels sont largement distribués sur tout le corps. En plus de récepteurs du toucher et de la température ainsi répartis, les poissons possèdent des récepteurs spécialisés pour l'olfaction, la vision, l'ouïe, l'équilibre et pour détecter les mouvements de l'eau.

Des narines externes, ouvertes dans le museau des poissons, conduisent aux récepteurs olfactifs. Chez la plupart des poissons, les récepteurs sont localisés dans des sacs olfactifs aveugles. Chez quelques-uns, les narines externes s'ouvrent dans des voies nasales qui débouchent dans la cavité buccale. Des recherches récentes révèlent que certains poissons sont fortement tributaires de leur

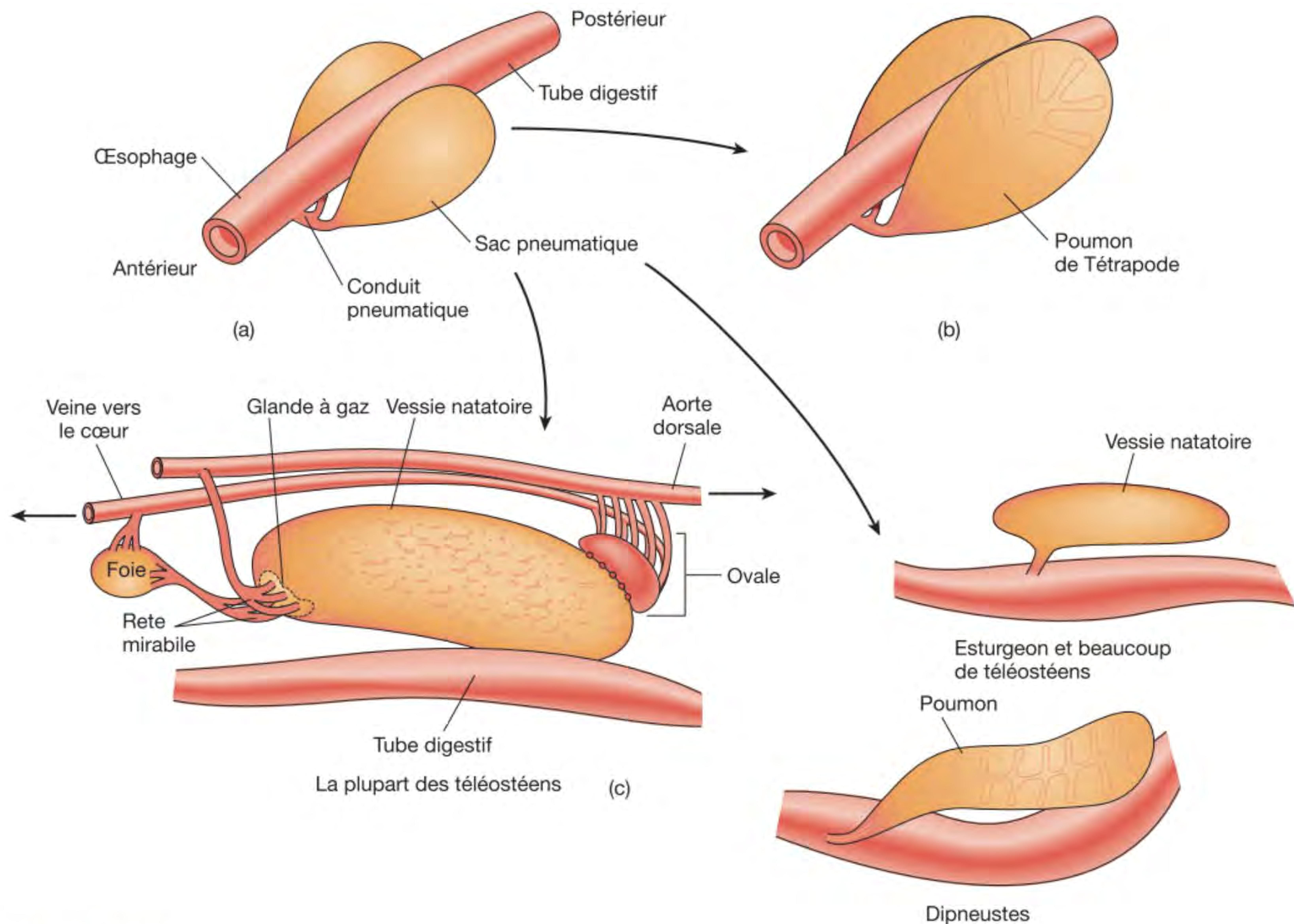



**FIGURE 18.17**

**Séquence possible dans l'évolution des sacs pneumatiques.** (*a*) Les sacs pneumatiques ont pour origine des excroissances ventrales de l'œsophage. Beaucoup de poissons anciens devaient les utiliser comme poumons. (*b*) Des poumons primitifs se sont développés au cours de l'évolution des vertébrés. Une compartimentation interne augmente la surface d'échange des gaz chez les vertébrés terrestres. (c) Chez la plupart des poissons osseux, les sacs pneumatiques portent le nom de vessies natatoires et sont modifiés pour réguler la flottabilité. Les vessies natatoires sont en position dorsale pour éviter une tendance au gonflement dans l'eau. Le canal pneumatique qui fait le lien avec l'œsophage est fréquemment perdu et les gaz sont transférés du sang à la vessie par un échange contre-courant dans lequel sont impliqués le rete mirabile et la glande à gaz. L'ovale, à l'extrémité postérieure de la vessie natatoire, assure le retour des gaz dans le courant sanguin.

sens du goût. Par exemple, les saumons et les lamproies retournent pondre dans les cours d'eau où ils ont éclos plusieurs années auparavant. Les migrations qu'ils entament peuvent se dérouler sur des distances de plusieurs centaines de kilomètres et c'est la perception des odeurs caractéristiques du cours d'eau de ponte qui les guide.

Les yeux de poissons sont assez similaires, sur la plupart des aspects structuraux, à ceux des autres vertébrés. Ils sont toutefois dépourvus de paupière et leur cristallin est rond. La mise au point ou accommodation dépend du déplacement de la lentille vers l'avant ou vers l'arrière et non d'un changement de forme comme chez la plupart des autres vertébrés.

Les récepteurs de l'équilibre, du maintien et de l'ouïe sont localisés dans les oreilles internes et leur structure est comparable à celle des autres vertébrés. Les canaux semi-circulaires détectent les mouvements de rotation et d'autres plages sensorielles interviennent dans l'équilibre et le maintien en détectant la direction des forces de gravité. Les poissons n'ont pas d'oreille moyenne et d'oreille externe qui conduisent les ondes sonores chez les autres vertébrés. Quiconque s'intéresse aux poissons sait qu'ils peuvent entendre. Les vibrations sont transmises de l'eau à l'oreille interne par les os du crâne et quelques-uns d'entre eux ont des chaînes d'ossicules (vertèbres modifiées) qui connectent la vessie natatoire à la base du crâne. Les vibrations qui atteignent le poisson sont amplifiées par la vessie natatoire et transmises au crâne via les ossicules.

Le système latéral ou système de la ligne latérale court de chaque côté de la plupart des poissons et se ramifie au niveau de la tête. Le **système de la ligne latérale** comprend des dépressions sensorielles de l'épiderme en relation avec des canaux situés juste sous l'épiderme. Ces dépressions renferment des récepteurs cellulaires qui sont stimulés par les mouvements de l'eau (*voir Figure 24.20*). Les lignes latérales sont impliquées dans la détection des courants ou la présence d'une proie ou d'un prédateur qui provoque des mouvements de l'eau au voisinage du poisson. Ces récepteurs détectent également les ondes sonores de basses fréquences.

### *Électroréception et poissons électriques*

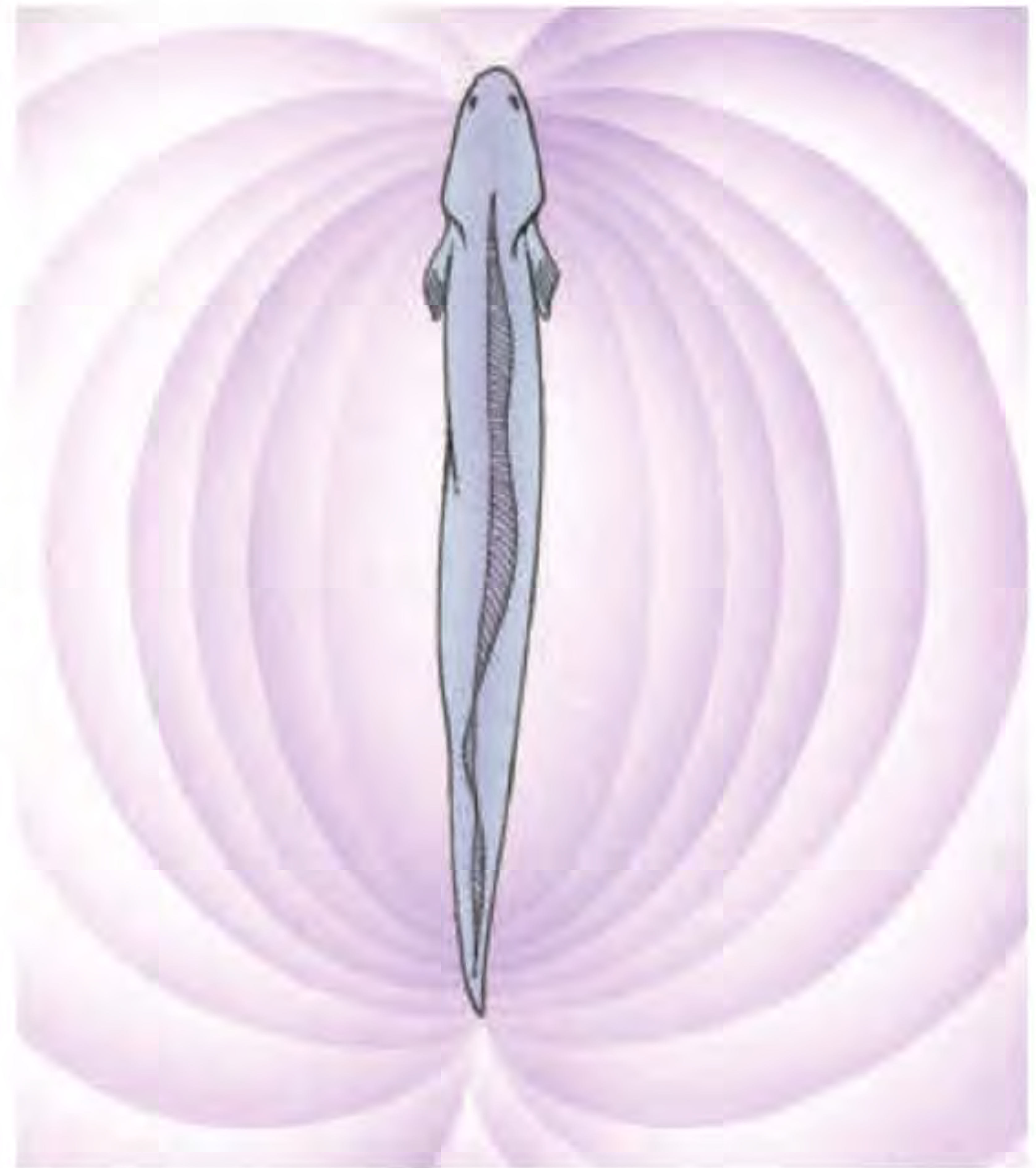
Un pilote de l'U. S. Navy a été éjecté de son avion dans une zone infestée de requins ! Quelles mesures peut-il prendre pour survivre dans ces conditions hostiles ? La Navy a considéré ce scénario. Une des solutions est un sac de polyvinyle suspendu à un collier gonflable. Le sac dissimule l'aviateur au requin qui ne le voit pas et ne peut le détecter par le sens puissant du goût. Mais est-ce suffisant pour assurer la protection ?

Tous les organismes produisent de faibles champs électriques en relation avec l'activité des nerfs et des muscles. L'**électroréception** est la détection des champs électriques que le poisson ou un autre organisme génère dans l'environnement. L'électroréception et/ou l'électrogénération a été mise en évidence chez environ 500 espèces de poissons réparties dans sept familles de Chondrichthyens et d'Ostéichthyens. Ces poissons utilisent leur électroréceptivité pour détecter les proies, pour s'orienter ou s'éloigner d'objets de l'environnement.

La détection des proies au moyen de ce sens est très développée chez les raies et les requins. Les petits requins-aiguillats, spécimens très étudiés dans les laboratoires, localisent leurs proies par électroréception. Le requin peut trouver et ingérer un carrelet enfoui dans le sable et il essaie de trouver et de manger des électrodes qui créent des signaux électriques identiques à ceux que le carrelet émet. Par contre le requin est incapable de trouver un carrelet mort enfoui dans le sable ou un carrelet vivant, mais recouvert d'une feuille isolante de polyvinyle. Les électrorécepteurs sont localisés sur la tête des requins et portent le nom d'organes ampullaires (*voir Figure 24.19*).

Certains poissons sont capables d'électroréception, mais peuvent également générer des courants électriques. *Gymnarchus niloticus* est un poisson électrique qui vit dans les eaux douces d'Afrique. Des muscles situés à proximité de la nageoire caudale sont modifiés en organes qui produisent une décharge électrique continue. Le courant se propage entre la queue et la tête. Des pores près de la tête contiennent des électrorécepteurs. Les vagues électriques qui vont de la queue à la tête sont déformées par les objets présents dans le champ créé. La distorsion modifie le pattern des stimulations perçues (Figure 18.18). La sensibilité électrique de *Gymnarchus* est une adaptation à la vie dans des habitats aqueux obscurs où les yeux n'ont pas grand rôle à jouer.

Les poissons réputés pour produire des courants électriques d'intensité élevée sont l'anguille électrique (un poisson osseux) et la raie électrique (un élasmobranche). L'anguille électrique (*Electrophorus*) vit dans les rivières du bassin amazonien d'Amérique du Sud. Les organes producteurs de courants électriques sont localisés dans le tronc et peuvent délivrer des chocs de plus de 500 volts. Les organes de la raie électrique (*Narcine*) sont dans les branchies et émettent des décharges de 50 ampères à environ 50 volts (Figure 18.19). Les chocs que ces poissons produisent sont suffisamment forts pour étourdir ou tuer une proie, décourager des prédateurs de grande taille, et donner aux hommes imprudents une leçon qu'ils ne voudront jamais répéter.



(a)



(b)

**FIGURE 18.18**

**Poissons électriques.** (*a*) Le champ électrique d'un poisson détecte la présence d'une proie ou d'autres objets dans l'environnement obscur qui est le sien. Les courants s'établissent entre les organes électriques de la queue et les électrorécepteurs localisés près de la tête. Un objet dans le champ change le mode de stimulation des électrorécepteurs. (*b*) Le poisson électrique (*Gymnarchus niloticus*).

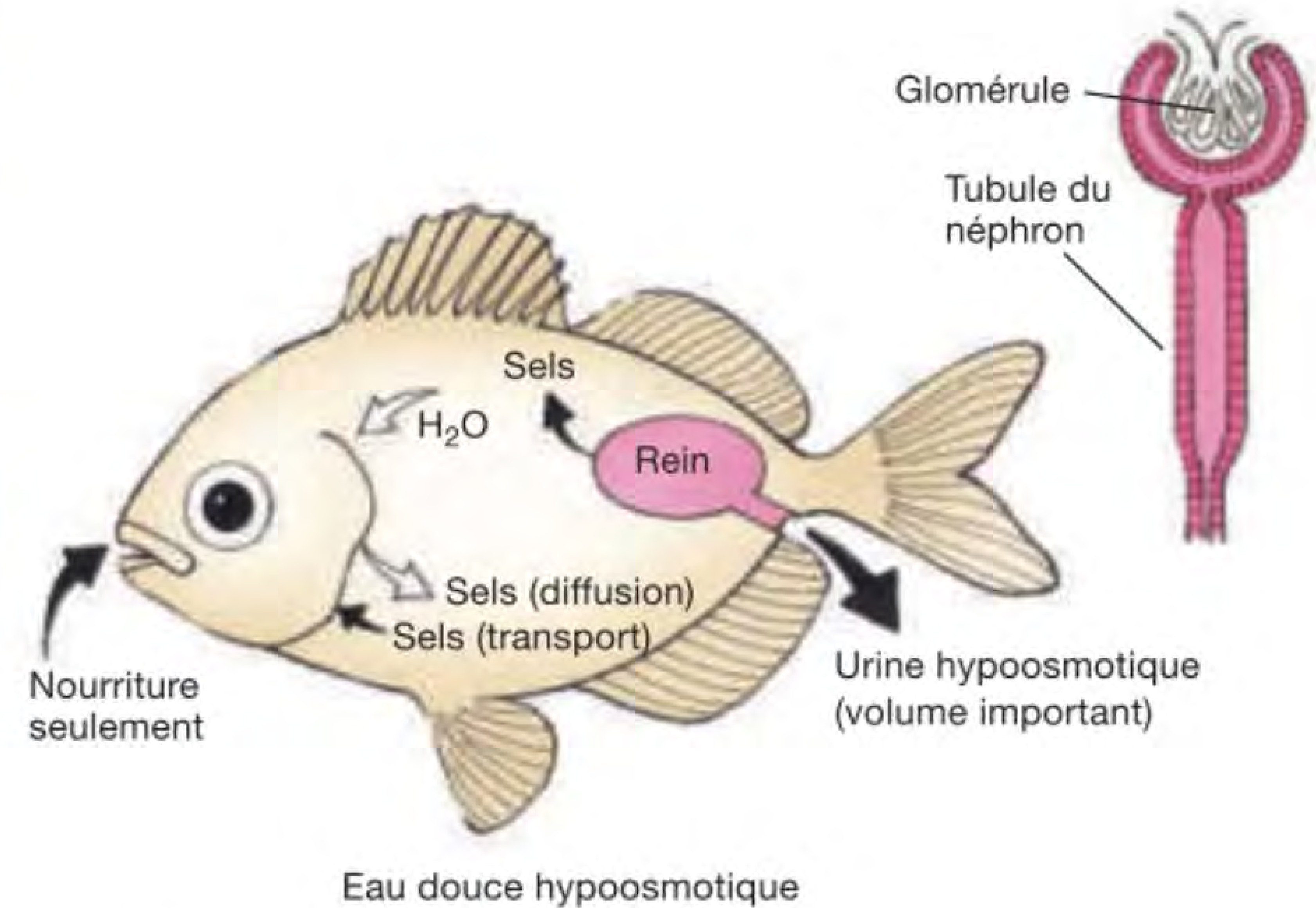
## Excrétion et osmorégulation

Les poissons, comme tous les animaux, doivent maintenir un équilibre des électrolytes (ions) et de l'eau dans leurs tissus. L'osmorégulation est une fonction majeure des reins et des branchies chez les poissons. Les reins sont localisés près de la ligne médiane du corps, juste en position dorsale par rapport au péritoine qui limite la cavité du corps. Comme chez tous les vertébrés, les structures excrétrices des reins sont les **néphrons**. Les néphrons filtrent les déchets azotés, les ions, l'eau et les petits composés organiques au travers d'un réseau de capillaires qui constitue le **glomérule**. Le filtrat (ultrafiltrat glomérulaire N. d. T.) s'écoule ensuite dans le système tubulaire, où les composants essentiels sont réabsorbés et reviennent dans le sang. Le liquide restant est excrété.

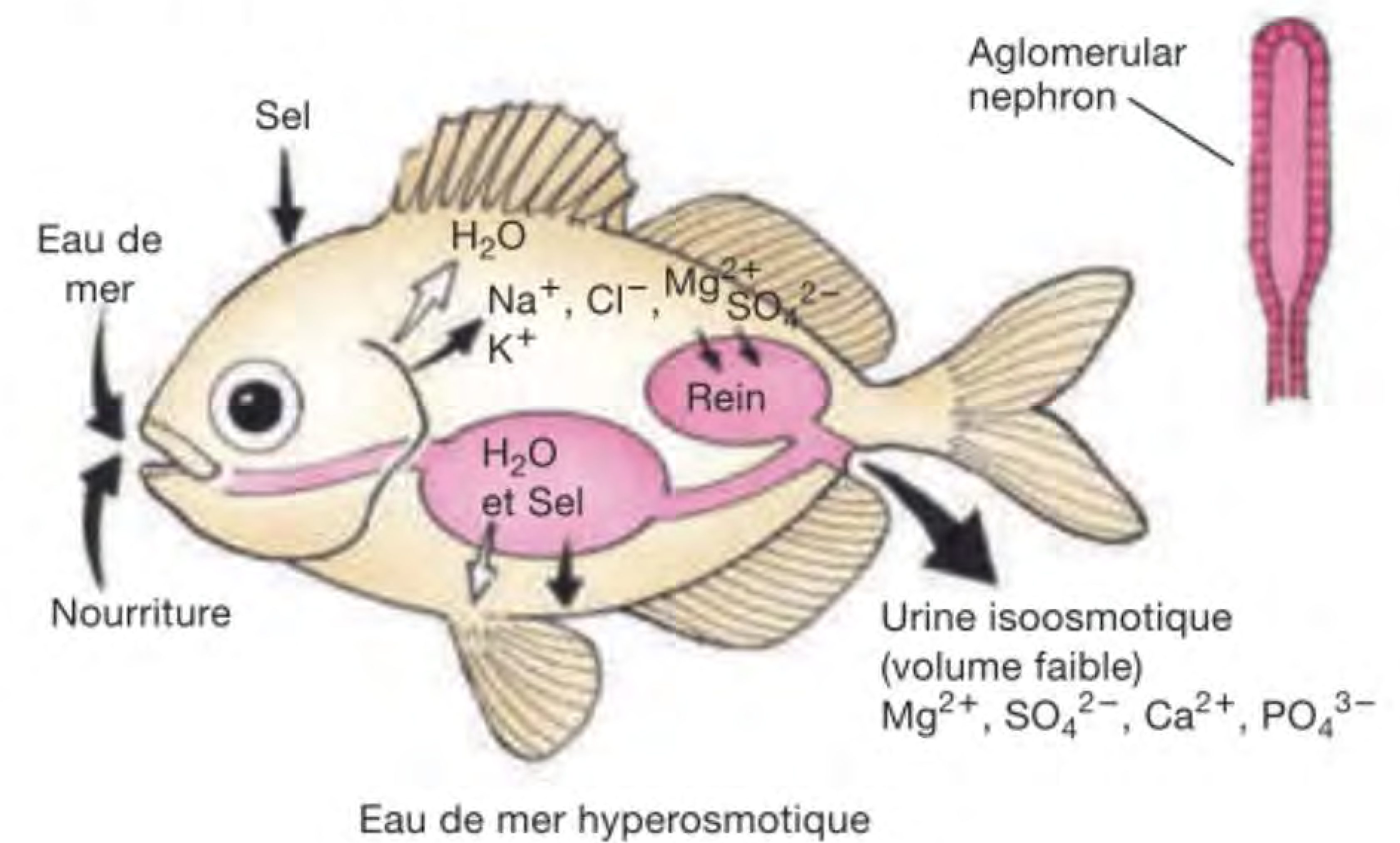


**FIGURE 18.19**

**Poissons électriques.** Le petit rayon électrique (*Narcine brasiliensis*).




(a) Téléostéens d'eau douce (sang hypertonique)




(b) Téleostéens marins (sang hypotonique)

**FIGURE 18.20**

**Osmorégulation des poissons (a) d'eau douce et (b) d'eau de mer.** (*a*) Les flèches épaisses indiquent la prise ou la perte passive d'eau ou d'électrolytes (ions) par ingestion et excrétion. Les petites flèches pleines mentionnent les transports actifs qui se déroulent au niveau des branchies et des tubules du rein. Les petites flèches vides précisent la prise ou la perte passive par diffusion au travers des surfaces perméables. Les néphrons schématisés en encart représentent les adaptations au niveau des reins. L'eau, les ions, et les petites molécules organiques sont filtrés dans le glomérule des néphrons. Les composés essentiels du filtrat peuvent être réabsorbés dans le système tubulaire du néphron. Les poissons marins conservent l'eau en réduisant la taille du glomérule et réduisent en conséquence la quantité d'eau et d'ions filtrée à partir du sang. Les autres ions peuvent être sécrétés dans la partie tubulaire. Les poissons marins produisent ainsi une urine isoosmotique avec le sang. Les poissons d'eau douce, au contraire, ont des glomérules volumineux et des systèmes tubulaires courts. Ils filtrent de grandes quantités et réabsorbent certains ions du filtrat. Les poissons d'eau douce produisent une urine hypoosmotique.

Les poissons d'eau douce vivent dans un milieu qui contient peu de substances dissoutes. L'entrée par osmose de l'eau au travers des branchies, au niveau de la bouche et des surfaces intestinales et la perte des ions essentiels par excrétion et défécation sont constantes. Pour s'opposer à l'excès d'eau et à la perte des ions, les poissons ne boivent jamais et la prise d'eau est associée à la nutrition. Ainsi, leurs néphrons ont des glomérules développés et des systèmes tubulaires relativement courts. La réabsorption de quelques ions et des composés organiques suit la filtration. Le système tubulaire étant court la quantité d'eau réabsorbée est faible. En conséquence, les poissons d'eau douce produisent de grandes quantités d'urine très diluée. Les ions sont encore perdus, toutefois, dans l'urine et par diffusion au travers des branchies et des surfaces orales. Le transport actif des ions au niveau des branchies, vers le sang, compense les pertes. Les poissons d'eau douce récupèrent également des sels par leur nourriture (Figure 18.20*a*).

Les poissons marins font face aux problèmes inverses. Leur environnement contient 3,5 % d'ions et leurs tissus en renferment approximativement 0,65 %. En conséquence, les poissons marins doivent lutter contre une perte d'eau et une accumulation d'ions excédentaire. Ils boivent de l'eau et éliminent les ions en excès par l'excrétion, la défécation et le transport actif à travers les surfaces branchiales. Les néphrons des poissons marins possèdent donc souvent de petits glomérules et des systèmes tubulaires longs. La quantité de sang filtrée est beaucoup moins importante que chez les poissons d'eau douce, et l'eau est efficacement, bien que pas totalement, réabsorbée dans le néphron (Figure 18.20*b*).

Les élasmobranches ont un mécanisme d'osmorégulation unique. Ils convertissent certains de leurs déchets azotés en urée dans le foie. Ceci est inhabituel puisque la plupart des poissons excrètent de l'ammoniac plutôt que de l'urée. Encore plus inhabituel est le fait que l'urée est stockée dans les tissus du corps entier. Suffisamment d'urée est ainsi stockée pour que les tissus soient légèrement hyperosmotiques à l'eau de mer. (En fait, la concentration des solutés dans les tissus d'un requin est la même que celle des ions dans l'eau de mer). Par conséquent, le problème de la perte d'eau auquel sont confrontés la plupart des poissons marins est moins crucial pour les élasmobranches. L'énergie engagée pour la conservation de l'eau peut être donc canalisée vers d'autres voies. Cette adaptation requiert, en contrepartie, une tolérance aux hauts niveaux d'urée, car c'est une substance toxique qui altère les systèmes enzymatiques chez la plupart des animaux

En dépit de cette adaptation, les élasmobranches doivent encore réguler les concentrations ioniques dans leurs tissus (N. d. T. Les élasmobranches, requins en particulier, sont osmoconformes




# ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

## L'esturgeon blanc (ou pâle) (*Scaphirhynchus albus*)

### Statistiques vitales

**Classification :** Phylum des Chordés, classe des Actinoptérygiens, ordre des Acipensériformes, famille des Acipenséridés

**Localisation :** Eaux chaudes de la rivière Missouri et du Mississipi jusqu'au sud de St Louis.

**Habitat :** Aires à courant fort et à fond sableux ferme dans les canaux principaux des rivières Missouri et Mississipi

**Nombre restant :** Inconnu

**Statut :** En danger

### Histoire naturelle et statut écologique

L'esturgeon blanc est réparti dans les eaux chaudes des rivières Missouri et Mississipi près de Great Falls, Montana jusqu'à la Nouvelle Orléans (Figure 18.1). C'est un poisson d'eau douce de grande taille (76-152 cm, 40 kg), brun clair dorsalement et blanc ventralement. Cet esturgeon a un museau aplati, en forme de pelle avec des barbillons mous entre la bouche et le museau (Figure 18.2). Il se nourrit d'insectes aquatiques et de petits poissons, qu'il extrait du substrat avec sa bouche dépourvue de dents. On sait peu de choses sur son comportement, ses mouvements et les exigences concernant son habitat.




**FIGURE 18.1** La localisation originelle de l'esturgeon pâle (*Scaphirhynchusalbus*) est montrée par la ligne bleue.



**FIGURE 18.2** L'esturgeon pâle, *Scaphirhynchus albus*.

L'esturgeon pâle est rare dans son aire de répartition et a été placé sur la Liste Fédérale des Espèces en Danger en 1990. Le déclin de la population, depuis sa découverte, est probablement dû à la destruction de l'habitat. À l'origine, le Missouri et le Mississipi avaient des canaux larges et sinueux et des zones de retour d'eau importantes. Les substrats, les profondeurs d'eau et les caractéristiques des courants étaient variés. Seul un tiers de la longueur de ces rivières conserve cet état naturel. Les rivières ont été stoppées par des barrages pour le contrôle des inondations et canalisées pour la navigation fluviale. La diversité des habitats a donc été considérablement réduite. La pollution municipale, industrielle et agricole a, de plus, dégradé la qualité de l'eau.

Les efforts pour empêcher l'extinction sont engagés dans trois directions. La première a consisté à reconstituer les stocks en introduisant trois populations captives de poissons. En 1997, le Missouri Department of Conservation a peuplé la Platte River, un affluent du Missouri avec 412 esturgeons de 25 cm de long. À ces poissons ont été fixés, ensuite, des émetteurs GPS afin d'étudier leurs déplacements, leur survie et les aires d'habitat dans lesquelles ils se localisent préférentiellement. Enfin, six zones de restauration ont été positionnées et réparties dans le Montana et la Louisiane. Les informations recueillies sur les habitats que privilégient les poissons sont utilisées pour mener à bien les efforts de restauration des zones de frayère et de restructuration des populations de poissons.

Un signe d'espoir sur le sort de cette espèce a été la collecte d'un jeune esturgeon pâle en 1998 dans la rivière Mississipi près de Cape Girardeau, dans le Missouri. Jusque là il n'y avait aucune preuve du succès des efforts entrepris pour favoriser la reproduction de l'esturgeon sauvage.

mais ionorégulateurs). En plus d'avoir des cellules absorbantes d'ions et sécrétrices dans les reins et les branchies, les élasmobranches possèdent une glande rectale qui récupère le chlorure de sodium en excès dans le sang et le rejette dans le cloaque. (Un **cloaque** est une ouverture commune par laquelle sont éliminés les produits de l'excrétion, de la digestion et de la reproduction).

Les poissons diadromes vivent alternativement dans les environnements d'eau douce et marins. Le saumon (*Oncorhynchus*) et les lamproies marines (*Petromyzon*) migrent de la mer aux eaux douces pour pondre, et l'anguille d'eau douce (*Anguilla*) migre en sens inverse, de l'eau douce vers la mer pour pondre. Les migrations des diadromes impliquent que les branchies soient capables de fonctionner en sens inverse et d'assurer la capture des ions et leur sécrétion. Les capacités osmorégulatrices nécessaires pour migrer d'un milieu à un autre ne peuvent pas apparaître à tous les stades du cycle de vie. Les jeunes saumons, par exemple, ne peuvent pas aller à la mer tant que certaines cellules des branchies n'ont pas acquis la capacité de sécréter les ions.

Les poissons ont peu de problèmes pour se débarrasser des sous-produits azotés du métabolisme protéique. Plus de 90 % des déchets azotés sont éliminés sous forme d'ammoniac par diffusion au niveau des branchies. Même si l'ammoniac est toxique, c'est la forme d'excrétion privilégiée des organismes aquatiques, car elle diffuse dans l'eau environnante. Les 10 % restant sont éliminés sous forme d'urée, de créatine ou de créatinine. Les produits sont synthétisés dans le foie et éliminés par les reins.

## Reproduction et développement

Il faut imaginer 45 kg de caviar produit par un seul esturgeon de 450 kg ! De l'avis général un esturgeon de ce poids est un très gros poisson, mais un poisson produisant des millions d'œufs en une saison n'est pas exceptionnel. Ces nombres sont en rapport avec les risques d'un développement sans surveillance dans les habitats aquatiques. La grande majorité de ces millions d'adultes potentiels ne survivra jamais pour se reproduire. Beaucoup d'œufs ne seront pas fécondés, beaucoup d'autres seront rejetés sur le rivage et sècheront, les courants et les marées détruiront un grand nombre d'œufs et d'embryons, d'autres encore seront victimes de la prédation. Malgré tous ces risques, si seulement quatre des millions d'embryons de chaque ponte survivaient et atteignaient l'âge de se reproduire, la population doublerait.

La production d'un nombre écrasant d'œufs, toutefois, n'est pas le seul moyen d'augmenter les chances de survie d'une faible partie de la descendance. Certains poissons ont un comportement reproducteur qui favorise la fécondation ou un comportement de nidification qui protège les œufs de la prédation, de la sédimentation et de l'encrassement.

Le comportement reproducteur peut intervenir à l'échelle de bancs de poissons et un individu qui libère des œufs ou des spermatozoïdes émet souvent des phéromones qui déclenchent la ponte de beaucoup d'autres adultes. Les masses énormes d'œufs et de spermatozoïdes libérées dans les océans ouverts assurent la fécondation de beaucoup d'œufs.

La plupart des poissons sont ovipares, les œufs se développent hors des femelles, dans le milieu extérieur, en utilisant le vitellus mis en réserve. Certains élasmobranches sont ovovivipares et les embryons se développent dans l'oviducte modifié de la femelle. Les nutriments nécessaires dépendent de la mobilisation des réserves vitellines. D'autres élasmobranches, parmi lesquels les requins gris des récifs et les requins marteaux sont vivipares. Une excroissance de l'oviducte modifié, mimant un placenta, transfère les nutriments au sac vitellin des embryons en cours de développement. Le développement interne, chez les poissons osseux vivipares, se déroule généralement dans les follicules ovariens plutôt que dans l'oviducte. Chez les guppys (*Lebistes*), les ovules sont retenus dans l'ovaire où se réalisent la fécondation et les premières étapes de l'embryogenèse. Les embryons sont ensuite libérés dans la cavité de l'ovaire où le développement se poursuit avec un mode de nutrition mixte assuré en partie par le vitellus et en partie par des sécrétions ovariennes.

Les mâles de certains poissons ont des organes copulateurs qui transfèrent les spermatozoïdes. Chez les élasmobranches, par exemple, les nageoires pelviennes des mâles sont modifiées en claspers. Durant la copulation un des claspers est introduit dans le cloaque de la femelle. Le sperme progresse le long de sillons du clasper. La fécondation intervient dans le tractus génital femelle et la production d'œufs fécondés est plus élevée que dans le cas d'une fécondation externe. Ainsi, les poissons qui pratiquent la fécondation interne produisent-ils généralement un petit nombre d'œufs.

Chez beaucoup de poissons, les soins aux embryons sont limités ou inexistants. Quelques poissons, toutefois, construisent et entretiennent des nids (Figure 18.21), et d'autres transportent les embryons en cours de développement. Des groupes d'embryons peuvent être couvés dans des poches spéciales attachées à quelque partie du corps ou dans la cavité buccale. Les poissons « couveurs » les plus connus sont les « chevaux de mer » ou hippocampes (*Hippocampus*) et les « poissons pipes » ou syngnathes (*Syngnathus*). Les mâles de ces poissons, très proches, portent les embryons dans des poches ventrales. Le mâle du poisson-chat Brésilien (*Loricaria typhys*) couve les embryons dans la lèvre inférieure élargie.



**FIGURE 18.21**

**Le mâle du Garibaldi *(Hypsypops rubicundus)*.** Le mâle construit un nid fait d'algues rouges filamenteuses et attire la femelle qui dépose les œufs. Les mâles défendent aussi le nid contre les prédateurs potentiels.

Les môles (poissons-soleil ou poissons-lune) et les épinoches prodiguent des soins de courte durée aux jeunes qui viennent d'éclore. Les épinoches mâles rassemblent des plantes en une masse dans laquelle les jeunes se réfugient. Si l'un d'entre eux s'aventure trop loin du nid, le mâle l'attrape par la bouche et le replace dans le nid. Les môles mâles procèdent de la même façon. Les Cichlidés prennent soin de leur progéniture sur une plus longue durée (*voir Figures 1.1 et 1.2*). Chez quelques espèces, les jeunes sont couvés dans la bouche, chez d'autres, dans un nid. Ils peuvent s'en éloigner, mais y retournent rapidement dès que le parent signale un danger par un battement des nageoires pelviennes.

## Synthèse de la section 18.3

Les poissons utilisent les nageoires et les muscles de la paroi du corps pour leur locomotion. La plupart des poissons actuels sont prédateurs, certains sont des microphages filtreurs et d'autres sont herbivores. Les poissons ont un cœur différencié à partir de quatre chambres embryonnaires. Le sang circule du cœur aux branchies puis aux tissus du reste du corps. Il retourne au cœur par le système veineux. Les échanges gazeux s'effectuent à travers les branchies par un mécanisme à contre-courant. Les sacs pneumatiques sont modifiés pour former soit des poumons soit des vessies natatoires. Olfaction, vision, équilibre et balance, mouvement de l'eau (sens de la ligne latérale) et électroréception sont d'importantes modalités sensorielles pour les poissons. Le néphron est l'unité fonctionnelle du rein de poisson, qui assure un rôle excréteur et un rôle osmorégulateur. D'autres mécanismes osmorégulateurs font appel à l'absorption de sels ou à leur sécrétion par les cellules présentes dans les branchies, les reins ou les glandes rectales. Ces mécanismes,

soit entraînent la conservation de l'eau et le rejet des sels excédentaires (la plupart des poissons marins), soit entraînent les effets inverses, rejet du surplus d'eau et conservation des ions (poissons d'eau douce). Le comportement reproducteur des poissons se déroule dans le cadre de grands bancs ou entre paires d'individus. La plupart des poissons sont ovipares et accordent peu ou pas de soins aux jeunes.

***En quoi les processus et structures suivants font-ils d'un poisson un poisson, ou, en d'autres termes, font-ils l'originalité d'un poisson : mécanisme d'échange à contre-courant, atrium gauche, sacs pneumatiques et système de la ligne latérale.***

# 18.4 Considérations phylogénétiques supplémentaires

## Compétence à acquérir

1. Faire ressortir l'importance des anciens Tétrapodomorphes dans notre conception de l'évolution des vertébrés.

Deux séries importantes d'évènements sont intervenues dans l'évolution des poissons osseux. L'une est une explosion évolutive qui a débuté il y a 150 millions d'années et a conduit à la grande diversité des téléostéens actuels. La dernière moitié de ce chapitre vous a permis d'apprécier quelques-uns de ces évènements.

La seconde série d'évènements concerne l'évolution du terrestrialisme. La présence de poumons fonctionnels chez les dipneustes actuels a permis de supposer que le lignage auquel ils appartiennent a pu être antérieur aux vertébrés terrestres actuels. La plupart des arguments cladistiques et anatomiques montrent que le lignage des dipneustes n'a pas été à l'origine d'autres taxa de vertébrés.

L'interprétation de l'origine des vertébrés terrestres implique les Tétrapodomorphes. Ce groupe comprend les sarcoptérygiens ostéolépiformes. Ces derniers possédaient plusieurs caractéristiques uniques qu'ils partageaient avec les premiers amphibiens. Parmi d'autres, on peut citer la présence de mâchoires, de dents, de vertèbres et de membres. Ces sarcoptérygiens représentent probablement les tout premiers stades de la transition entre poissons et tétrapodes. La structure de base de leurs membres montre des homologies avec celle trouvée chez les vertébrés terrestres (Aperçus évolutifs, pp.330-331).

Un autre groupe de Tétrapodomorphes semble être encore plus proche de l'ancêtre des tétrapodes. En 2004, un nouveau fossile âgé de 375 millions d'années, *Tiktaalik*, a été découvert dans l'arctique Canadien (Figure 18.22). Ce poisson avait des nageoires, des branchies et des écailles, mais il possédait de plus nombreux caractères de tétrapodes que les autres sarcoptérygiens fossiles, notamment un crâne de grande taille comprimé dorso-ventralement et des homologies frappantes avec le squelette des membres antérieurs des tétrapodes. Il était dépourvu d'opercule et des nageoires dorsale et anale présentes chez d'autres sarcoptérygiens. *Tiktaalik* est le premier sarcoptérygien fossile pourvu d'une ceinture pectorale et d'un cou libre et mobile. (La ceinture pectorale des tétrapodes attache les membres antérieurs à la colonne vertébrale, et le corps des autres poissons n'a pas de cou). L'association de ces fossiles avec le lit d'une rivière suggère un changement dans l'environnement et le passage d'un environnement marin à un environnement d'eau douce. Les caractéristiques du squelette de *Tiktaalik* suggèrent qu'il nageait et se déplaçait dans une eau peu profonde où il se nourrissait probablement de petits poissons et d'invertébrés. Les nageoires antérieures étaient limitées dans leur mouvement de telle sorte que l'animal ne pouvait pas marcher sur la terre, mais pouvait se propulser à la limite de l'eau. *Tiktaalik* ne peut être l'ancêtre direct des amphibiens, mais ce « fishapode » révèle certainement les préadaptations évolutives qui ont permis aux vertébrés de devenir terrestres. Le vide entre poisson et amphibien est comblé.



**FIGURE 18.22**

Le Fishapode Tiktaalik fut découvert sur l'île Ellesmere, au Canada, en 2004. Ce fossile âgé de 375 millions d'années nous permet de comprendre la transition entre les poissons sarcoptérygiens et les tétrapodes. Noter la tête aplatie ressemblant à celle d'un amphibien. Cette reconstruction de Tiktaalik montre l'utilisation des appendices antérieurs, reliés à une ceinture pectorale, pour se hisser hors de l'eau. Un cou, qui n'existait pas chez les autres sarcoptérygiens, assurait une certaine mobilité de la tête. Tiktaalik mettait probablement à profit ces adaptations pour fouiller le bord de l'eau à la recherche de proies, petits poissons et invertébrés. *Voir Figure 19.2* pour faire la comparaison avec les premiers amphibiens.

## Synthèse de la section 18.4

Les anciens sarcoptérygiens tétrapodomorphes furent probablement à l'origine des vertébrés terrestres. Des membres musculaires et les poumons sont des préadaptations à la vie sur terre.

***Certaines critiques de la théorie de l'évolution acceptent la microévolution, mais pas la macroévolution. Elles prétextent que les preuves de transitions entre les grands groupes d'animaux n'existent pas ou sont inadéquates. Que répondez-vous à ces critiques ?***

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

# L'évolution précoce de membre de vertébré

Nulle part ailleurs que dans le lignage des Vertébrés les transitions évolutives n'ont été aussi clairement documentées. Il est important de se souvenir que disposer d'une telle documentation ne signifie pas toutefois que l'on puisse tracer avec exactitude toutes les espèces animales impliquées dans les séries des changements évolutifs. À la place, les paléontologistes et les biologistes s'intéressent aux stades de transition du développement de structures représentées dans les séries de fossiles. Un exemple est celui des changements dans la structure du membre lors de la transition poisson-amphibien.

L'organisation de base du squelette des membres des vertébrés terrestres a été décrite au Chapitre 4 (*voir Figure 4.11*) et présentée comme illustrant le concept d'homologie. Dans ce membre, un élément proximal unique, l'humérus (ou fémur dans le cas du membre postérieur), s'articule à deux éléments distaux, le radius (fibula) et l'ulna (tibia). À ceux-ci font suite plus distalement les os du poignet, les carpes (cheville, tarses), puis les os de la main, les métacarpes (pied, métatarses) et phalanges. Exceptés les os de la main, ce pattern de base peut être observé dans le membre antérieur du poisson ostéolépiforme

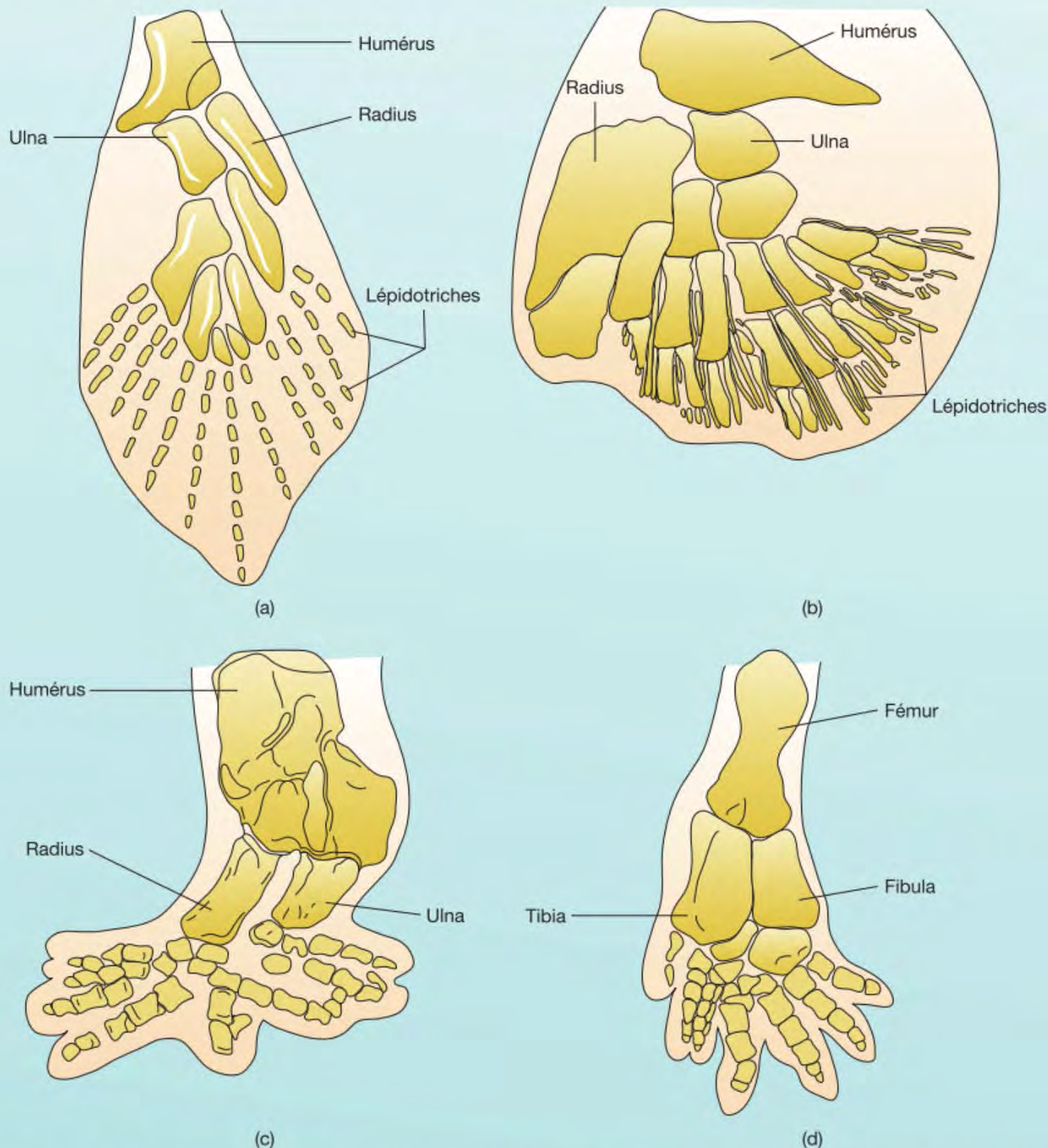



**FIGURE 18.3 L'évolution des membres de tétrapodes.** (*a*) Le membre antérieur du poisson sarcoptérygien *Eusthenopteron*. Les lépidotriches sont des éléments dermiques non trouvés chez les tétrapodes. Les os de la main sont absents. (*b*) Le membre antérieur du poisson sarcoptérygien *Sauripterus*. Noter la présence, à la fois, de lépidotriches et de huit éléments osseux semblables à des doigts dans la portion distale de la nageoire. (*c*) Le membre antérieur du tétrapode *Acanthostega* avait huit doigts. (*d*) Le membre postérieur du tétrapode *Ichthyostega* avait sept doigts. La structure du membre antérieur est inconnue. *Source : Dr. Neil Shubin, Université de Chicago.*

appelé *Eusthenopteron* (*Figure 18.3a*). Les os de la main n'étaient pas présents chez *Eusthenopteron*. À la place, de petits éléments dermiques appelés lépidotriches supportent la portion distale de la nageoire. Un plan d'organisation comparable caractérisait les premiers tétrapodes comme *Acanthostega* et *Ichthyostega* (Figure 18.3*c*, *d*), à la différence près que la main était présente et les éléments dermiques ne l'étaient pas. Le membre antérieur d'*Acanthostega* était pourvu de huit doigts. Le membre postérieur d'*Ichthyostega* en avait sept. (Le nombre d'os du membre antérieur est inconnu). Le nombre élevé de doigts était probablement un caractère adaptatif qui permettait de constituer une surface de propulsion dans l'eau. Chez les tétrapodes apparus plus tard, le nombre de doigts s'est réduit à cinq, ce qui est typique de la plupart des formes actuelles.

L'origine des os de la main ou du pied des tétrapodes a posé problème aux chercheurs. Une solution possible a émergé des études de biologie moléculaire. Un groupe de gènes, les gènes homéotiques (gènes contenant une homéobox ou gènes Hox. Les gènes à homéobox sont des homéogènes N. d. T.), jouent un rôle important dans la détermination de l'identité et de la position des structures corporelles, incluant les membres (Ce sont les gènes de l'identité positionnelle des structures N. d. T.). Les biologistes réalisent maintenant que des petites modifications dans les gènes Hox peuvent avoir des effets profonds sur les structures du corps. Des mutations qui altèrent la fonction de l'un de ces gènes produisent des embryons de souris qui sont dépourvus de doigts. Un changement similaire est-il intervenu dans l'évolution des doigts des membres de tétrapodes ? La plupart des zoologistes pensent que oui.

Récemment, les paléontologistes ont mis à jour les fossiles d'un poisson sarcoptérygien, *Sauripterus*. La disposition des os proximaux de ses membres antérieurs est comparable à celle décrite chez *Eustenopteron*. Comme Eusthenopteron, *Sauripterus* a des lépidotriches qui soutiennent la nageoire. Fait intéressant, toutefois, le squelette comprend également des os cartilagineux similaires à ceux de la main et de la patte d'*Acanthostega* et d'*Ichthyostega* (Figure 18.3*b*). Il y a huit os de ce type qui ressemblent à des doigts et renforcent, sans aucun doute, la portion distale de la nageoire. Une ceinture scapulaire forte et des nageoires raidies suggèrent que ces appendices devaient être utilisés dans la propulsion en exerçant une force contre l'eau ou contre un substrat. Cette découverte, associée à celle de *Tiktaalik*, nous aide à comprendre la transition entre les poissons et les amphibiens.

Les paléontologistes ont aussi noté que même si les fossiles de *Sauripterus* et des tétrapodes comme *Acanthostega* et *Ichthyostega* ont plus de cinq doigts (ou d'éléments qui leur ressemblent), certains d'entre eux sont identiques (*voir Figure 18.3*). En fait, il semble qu'il y ait cinq types fondamentaux de doigts. Ces cinq types basiques de doigts correspondent à cinq gènes d'un cluster. Des manipulations expérimentales de ces gènes ont entraîné le remplacement d'un type de doigt par un autre chez les embryons de poulet et ont altéré le nombre de doigts chez les embryons de souris. La présence de doigts surnuméraires chez les anciens tétrapodes pourrait-elle s'expliquer par des changements similaires dans l'activité d'un cluster de gènes Hox ? La plupart des zoologistes pensent que oui.

Les biologistes moléculaires ont observé que les mêmes clusters de gènes Hox sont exprimés le long de l'axe antéro-postérieur du corps selon des voies identiques dans les régions où émergent les membres antérieurs et postérieurs. Cela pourrait-il expliquer l'évolution structurale similaire de ces deux types de membres chez les vertébrés. On pense actuellement que oui.

La transition entre les poissons et les amphibiens est bien documentée. Non seulement la paléontologie donne des informations sur le moment où les changements sont intervenus, mais la biologie du développement apporte des réponses sur la façon dont ils ont pu se produire. C'est un exemple des développements particulièrement excitants auxquels conduit la confrontation des méthodes traditionnelles et des techniques moléculaires.

## RÉSUMÉ

### 18.1 Perspective évolutive

Les zoologistes ne savent pas quels furent les premiers vertébrés. Les fossiles prétendus vertébrés les plus anciens sont des prédateurs datant de 530 millions d'années. Les conodontes, un groupe d'animaux anciens ressemblant à des anguilles, sont connus par des fossiles datant de 510 millions d'années environ. Les myxines sont les plus anciens poissons vivants.

### 18.2 Survol des poissons

Les membres de l'infraphylum des Hyperotrètes comprennent les myxines. Ils n'ont pas de vertèbres, ont un crâne fait de baguettes cartilagineuses, quatre paires de tentacules sensoriels entourant la bouche et des glandes muqueuses le long du corps. Ce sont des prédateurs et des nécrophages, considérés comme les plus primitifs de tous les crâniates actuels.

L'infraphylym des Vertébrés comprend le groupe éteint des ostracodermes, les lamproies et les gnathostomes. Ils sont pourvus de vertèbres. Les ostracodermes incluent plusieurs vertébrés agnathes (sans mâchoires) qui vivaient sur les fonds marins il y a à peu près 400 millions d'années. Les lamproies (classe des Pétromyzontidés) sont les vertébrés agnathes actuels qui vivent dans les habitats marins et d'eau douce.

Les membres de la superclasse des Gnasthostomes sont les vertébrés à mâchoires. En plus des tétrapodes la superclasse comprend trois classes de poissons : les Chondrichthyens ou poissons cartilagineux, les Sarcoptérygiens et les Actinoptérygiens qui sont les poissons osseux.

La classe des Sarcoptérygiens comprend les dipneustes (poissons à poumons), les coelacanthes et les rhipidistiens ; la classe des Actinoptérygiens regroupe les poissons à nageoires rayonnées. Les téléostéens, parmi les actinoptérygiens, sont les poissons osseux actuels. Les membres de ce groupe, très vaste,se sont adaptés à pratiquement tous les habitats aquatiques disponibles.

### 18.3 Pressions évolutives

Les poissons montrent de nombreuses adaptations à la vie en milieux aquatiques. On peut citer : un arrangement des muscles de la paroi du corps à l'origine d'ondes de contractions à l'origine de la locomotion ; des mécanismes qui déplacent en permanence l'eau à travers les surfaces branchiales ; un mécanisme d'échanges à contre-courant qui rend efficaces les échanges gazeux respiratoires ; la régulation de la flottabilité ; des récepteurs sensoriels bien développés incluant les yeux, les oreilles internes et les récepteurs de la ligne latérale ; des mécanismes d'osmorégulation ; enfin, des mécanismes qui assurent le succès de la reproduction.

**18.4 Considérations phylogénétiques supplémentaires**

Deux lignages évolutifs parmi les poissons osseux sont très importants. L'un a résulté de la radiation adaptative des poissons osseux actuels, les téléostéens. Le second est probablement issu des Sarcoptérygiens. Les adaptations qui ont favorisé la survie des sarcoptérygiens du Dévonien précoce ont préadapté quelques tétrapodomorphes aux habitats terrestres.

## Questions de révision sur les concepts

1. En accord avec les récents changements de la classification des poissons, l'infraphylum des Vertébrés comprend tous les groupes qui suivent sauf un. Lequel ?
   a. Myxines
   b. Lamproies
   c. Poissons cartilagineux
   d. Poissons osseux
2. Vous vous attendez à trouver une larve ammocète de lamproie
   a. fixée à un rocher dans un cours d'eau douce.
   b. partiellement enfoui dans le fond d'un cours d'eau douce.
   c. attachée à un poisson d'eau douce dont elle se nourrit.
   d. attachée à un poisson marin dont elle se nourrit.
3. Tous les groupes suivants ont des membres pourvus d'opercule, sauf un. Lequel ?
   a. Holocéphales
   b. Elasmobranches
   c. Sarcoptérygiens
   d. Actinoptérygiens
4. Des nageoires à lobes musculaires et des poumons impliqués dans les échanges gazeux sont caractéristiques de la classe des
   a. Chondrichthyens.
   b. Myxines.
   c. Sarcoptérygiens.
   d. Actinoptérygiens.
5. Laquelle des affirmations suivantes concernant les sacs pneumatiques est FAUSSE ?
   a. Les sacs pneumatiques ont pour origine des excroissances ventrales de l'œsophage.
   b. Les sacs pneumatiques fonctionnent comme poumons chez beaucoup de Sarcoptérygiens.
   c. Les sacs pneumatiques sont positionnés dorsalement au tractus digestif chez les poissons actuels.
   d. La fonction la plus primitive des sacs pneumatiques est de servir de vessies natatoires pour la régulation de la flottabilité.

## Questions d'analyse et d'application

1. Quelle caractéristique de l'eau fait qu'il est difficile de s'y déplacer, mais fait aussi que le maintien contre la gravité est de peu d'importance ? Comment un poisson est-il adapté pour se déplacer dans l'eau ?
2. Le squelette cartilagineux des Chondrichthyens est-il une caractéristique primitive ? En quoi cette caractéristique est-elle adaptative pour ces poissons ?
3. Des vessies natatoires avec des conduits pneumatiques fonctionnels assurent-elles un travail plus efficace chez un poisson qui vit dans les grandes profondeurs ? Pourquoi ou pourquoi pas ?
4. Comparez et faites la différence entre les problèmes d'osmorégulation d'un poisson vivant en eau douce et d'un poisson vivant dans l'océan. Quelles sont les solutions apportées dans chaque cas ?



# 19

# Amphibiens : les premiers vertébrés terrestres

## 19.1 Perspective évolutive

### Compétences à acquérir

1. Justifier l'affirmation selon laquelle « les trous dans les documents mettant en évidence la transition des poissons aux amphibiens sont définitivement perdus ».
2. Décrire les relations entre les amphibiens et les amniotes.

Qui, en marchant sur le bord d'une mare ou le long d'un cours d'eau, n'a pas sursauté par le « plop » d'une grenouille tout aussi surprise plongeant pour se mettre à l'abri dans l'eau ? Ou qui n'a pas été émerveillé par les croassements d'un chœur de grenouilles rompant le silence d'un soir de printemps ? Ces expériences et d'autres ont amené certains à passer leur vie à étudier les membres de la classe des Amphibiens (*L. amphibia* menant une double vie) : grenouilles, crapauds, salamandres et caecilies (Figure 19.1). Le nom de la classe signifie que ces animaux vont et viennent entre l'eau et la terre ou qu'un stade de leur vie se passe dans l'eau et un autre sur terre. Ces deux possibilités sont valables pour la plupart des amphibiens.

Les amphibiens sont **tétrapodes** (Gr. *tetra*, quatre + *podos*, pied). Le nom fait référence à la présence de quatre membres musculeux et de pieds pourvus de doigts. Certains zoologistes désignent comme « Tétrapodes » tous les descendants sarcoptérygiens qui possèdent des membres antérieurs et postérieurs bien formés. D'autres réservent ce terme aux animaux appartenant au « groupe de tête ». Celui-ci inclut les tétrapodes actuels et leur ancêtre commun le plus récent. Pris dans ce sens, les tétrapodes regroupent les amphibiens vivant actuellement (souvent appelés **Lissamphibiens**), les reptiles, les oiseaux et les mammifères ainsi que l'ancêtre commun de ces groupes. La multitude des « tétrapodes souches » éteints en est exclue. Le terme de « Stégocéphales » est un vieux terme remis à l'honneur pour définir le clade qui rassemble les Tétrapodes et les formes apparentées à quatre pattes.

### Relations phylogénétiques

Le Chapitre 18 a présenté des arguments en faveur d'une origine des amphibiens à partir d'ancêtres sarcoptérygiens. La Figure 18.2 et le Tableau 18.1 placent tous les tétrapodes dans l'ensemble des Tétrapodomorphes, un groupe de sarcoptérygiens qui comprend également les poissons à nageoires pourvues d'un lobe. Ce regroupement est phylogénétiquement correct et la classe des Sarcoptérygiens est ainsi un lignage monophylétique. Cependant, il pose problème avec la classification traditionnelle qui maintient les amphibiens et les autres tétrapodes dans leurs propres classes (ensembles paraphylétiques). Nous continuerons à utiliser la nomenclature traditionnelle.

Le registre fossile prouve l'existence de plusieurs taxa d'amphibiens maintenant éteints et personne ne sait quel fut le premier stégocéphale. Les fossiles les plus anciens furent découverts en premier au Groenland en 1932. Ils datent de 400 millions d'années et appartiennent au groupe des Ichthyostegala. *Ichthyostega* (Figure 19.2) n'était pas l'ancêtre des stégocéphales, mais il a influencé fortement la représentation que l'on pouvait se faire

## Plan du chapitre



**FIGURE 19.1**

**Classe des Amphibiens.** Les amphibiens, comme cette grenouille arboricole (*Hyla andersoni*), sont des vertébrés communs dans la plupart des habitats terrestres et d'eau douce. Leurs ancêtres furent les premiers vertébrés terrestres.

des animaux ancestraux. Les caractéristiques importantes que ces fossiles mettent en évidence sont, la perte de quelques os crâniens et l'apparition d'un cou mobile, la perte des os operculaires, une réduction de la notochorde, la formation d'une colonne vertébrale plus rigide, la présence de quatre membres musculeux pourvus de doigts discrets, la perte de nageoires rayonnées, et la présence de vertèbres sacrées qui fusionnent la colonne vertébrale au pelvis (*voir Figure 18.22*).

La radiation adaptative du lignage stégocéphalien a conduit à une variété de taxa. L'évolution convergente plus tardive et les extinctions massives ont troublé les voies évolutives. Les relations phylogénétiques entre ces groupes sont très controversées. Tous les taxonomistes doivent toutefois admettre que les amphibiens actuels sont étroitement apparentés aux amniotes. Les amniotes comprennent les reptiles, les oiseaux et les mammifères. Le terme « amniote » fait référence à la présence d'un œuf amniotique qui résiste à la dessiccation et permet le déroulement du développement dans un environnement terrestre. Ces groupes sont traités dans les Chapitres 20 à 22. La Figure 19.3 propose une interprétation des relations évolutives dans le lignage des Stégocéphales. Il est important de préciser à nouveau que ces relations sont hautement controversées. Cette figure donne une des nombreuses hypothèses actuellement débattues.

### Synthèse de la section 19.1

Les fossiles des anciens poissons sarcoptérygiens et des premiers amphibiens, comme *Ichthyostega*, apportent la preuve évidente d'une transition évolutive des poissons aux amphibiens. Les stégocéphales ancestraux ont donné naissance à de nombreux lignages, incluant les Lissamphibiens (amphibiens modernes) et les amniotes. La relation entre ces lignages est controversée.

***Pourquoi l'utilisation du terme « classe » pour désigner les membres des Amphibiens est-elle phylogénétiquement incorrecte ?***

## 19.2 Survol des Amphibiens

### Compétences à acquérir

1. Décrire les caractéristiques des membres de l'ordre des Gymnophiones.
2. Décrire les caractéristiques des membres de l'ordre des Urodèles (Caudata).
3. Décrire les caractéristiques des membres de l'ordre des Anoures.

Les amphibiens sont présents sur tous les continents à l'exception de l'Antarctique, mais ils sont absents de plusieurs îles océaniques. Les quelque 6 000 espèces actuelles ne représentent que le reste

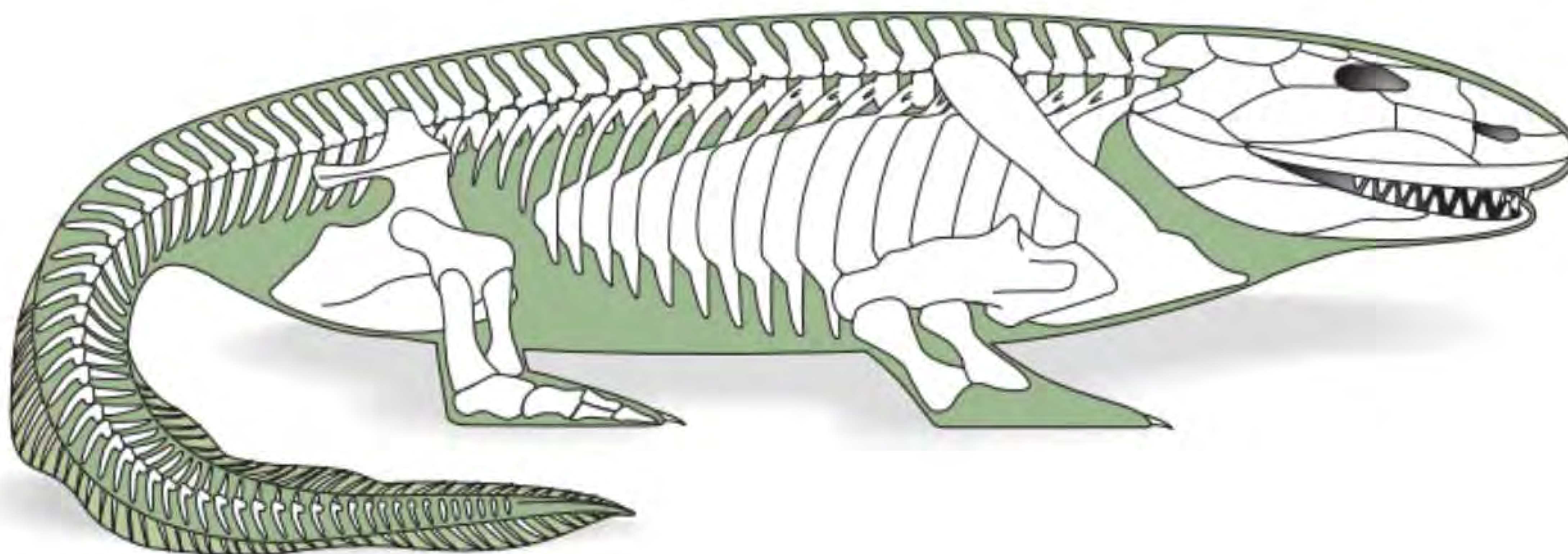


**FIGURE 19.2**

***Ichthyostega* : Un amphibien primitif.** Les fossiles de cet amphibien primitif furent découverts à l'est du Groenland dans des dépôts du Dévonien tardif. La longueur totale de ce spécimen reconstitué est d'environ 65 cm. Les adaptations à la vie sur terre sont des ceintures pectorales et pelviennes lourdes et des pattes robustes qui aidaient à pousser le corps sur le sol. Les mâchoires, fortes, suggèrent qu'il menait une vie de prédateur dans les eaux peu profondes ou en s'aventurant, peut-être, sur la plage. Parmi les autres caractères il faut citer un crâne dont la structure est similaire à celle des anciens poissons sarcoptérygiens et une queue avec nageoire. Noter que la nageoire caudale est supportée par des rayons osseux en relation avec les épines des vertèbres. Cette organisation est identique à celle des nageoires dorsales des poissons et n'est pas retrouvée chez n'importe quel autre tétrapode. L'arrangement des éléments osseux dans la portion distale du membre antérieur est inconnu.

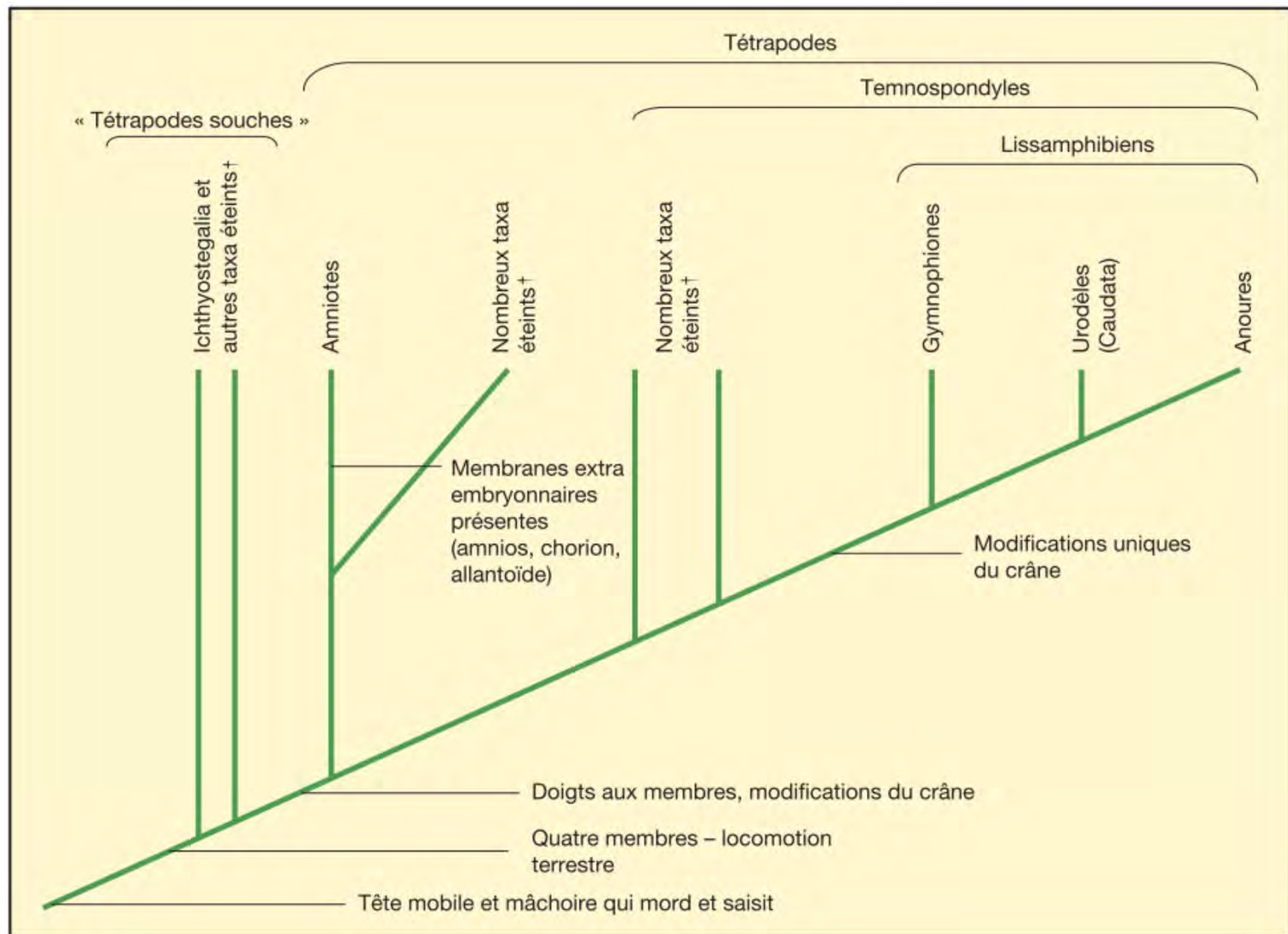



**FIGURE 19.3**

**Une hypothèse sur les relations évolutives entre les Stégocéphales.** Les premiers amphibiens sont apparus durant le Dévonien. Il y a trois classes d'amphibiens actuels et de nombreux taxa éteints. Le lignage des amniotes a donné les reptiles, les oiseaux, les mammifères et de nombreux taxa maintenant éteints. Les dagues signalent les taxa éteints. Les caractères synapomorphiques des groupes taxonomiques inférieurs ne sont pas indiqués. Les relations proposées ici sont controversées. Les tétrapodes, comme ils sont représentés ici, se limitent aux membres des groupes de tête de ce lignage.

modeste d'un groupe qui fut très diversifié. Les amphibiens modernes se répartissent dans trois ordres : Caudata (Urodèles N. d. T.), les salamandres ; Anoures (Salientia), les grenouilles et les crapauds ; et Gymnophiones (Apodes N. d. T.), les caecilies (Tableau 19.1).

## Ordre des Gymnophiones

Les membres de l'ordre des Gymnophiones (Gr. *gymnos*, nu + *ophineos*, comme un serpent) sont les caecilies (Figure 19.4). Les zoologistes ont décrit 160 espèces confinées dans les régions tropicales. Bien que certaines caecilies soient aquatiques, la plupart sont des fouisseurs qui ont l'allure de vers et qui se nourrissent de vers et d'autres invertébrés du sol. Les caecilies apparaissent segmentées en raison des plis que forme la peau qui recouvre les séparations entre les faisceaux de muscles. Un tentacule rétractile entre les yeux et les narines acheminent les composés chimiques de l'environnement vers les cellules olfactives localisées dans le toit de la cavité buccale. La peau recouvre les yeux ; ainsi, les caecilies doivent être pratiquement aveugles.

La fécondation est interne. Les stades larvaires sont souvent à l'intérieur des oviductes dont ils raclent la limite interne avec leurs dents pour se nourrir. Les jeunes émergent de la femelle sous

### TABLEAU 19.1
**CLASSIFICATION DES AMPHIBIENS ACTUELS**

**Classe des Amphibiens**
Peau à sécrétions muqueuses et dépourvue d'écailles épidermiques, de plumes ou de poils ; larves habituellement aquatiques se transformant en adultes après métamorphoses ; cœur à deux oreillettes (ou chambres atriales) ; une vertèbre cervicale et une vertèbre sacrée

**Ordre des Gymnophiones**
De forme allongée et dépourvue de membres ; segmentés par des sillons annulaires ; spécialisés pour le fouissage ; queue courte et pointue ; poumon rudimentaire côté gauche. Caecilies.

**Ordre des Urodèles (Caudata)**
Longue queue, deux paires de membres ; oreille moyenne absente. Salamandres, Tritons.

**Ordre des Anoures**
Sans queue ; membres postérieurs allongés et modifiés pour le saut ou la nage ; cinq à neuf vertèbres présacrées avec des processus transverses (sauf la première) ; vertèbres postsacrées fusionnées en un urostyle en forme de tige ; tympan et larynx bien développés. Grenouilles, crapauds.



**FIGURE 19.4**

**Ordre des Gymnophiones.** Une caecilie (*Ichthyophis glutinosus*).

la forme d'adultes miniatures. D'autres caecilies déposent les œufs qui donnent soit des larves aquatiques soit des embryons qui se développent sur terre.

## Ordre des Urodèles (Caudata)

Les membres de l'ordre des Caudata (L. *cauda*, queue + Gr. *ata*, porter) sont les salamandres. La plupart des 400 espèces connues sont trouvées dans l'Hémisphère Nord, avec une seconde radiation dans les régions tropicale et subtropicale. Elles possèdent une queue tout le long de leur vie et les deux paires de pattes, lorsqu'elles sont présentes, sont relativement peu spécialisées (Figure 19.5).

La plupart des salamandres terrestres vivent dans la litière humide du sol forestier et ont des larves aquatiques. De nombreuses familles vivent dans les caves, où la température constante et les conditions d'humidité créent un environnement assez idéal. Les salamandres de la famille des Pléthodontidés sont les plus terrestres, car elles déposent leurs œufs sur terre et l'éclosion donne des jeunes, miniatures d'adultes. Les membres de la famille des salamandridés sont communément appelés tritons. Ils passent la majeure partie de leur vie dans l'eau et portent fréquemment une nageoire caudale. Les salamandres ont une taille qui varie de quelques centimètres seulement à 1,5 m (la salamandre Japonaise géante, *Andrias japonicus*). La plus grande salamandre du nord de l'Amérique, est la salamandre ménopome (*Cryptobranchus alleganiensis*) qui atteint une longueur de 65 cm.



**FIGURE 19.5**

**Ordre des Caudata.** La salamandre pourpre (*Gyrinophilus danielsi*).

La plupart des salamandres pratiquent la fécondation interne sans copulation. Les mâles produisent un spermatophore pyramidal, gélatineux qui est coiffé par les spermatozoïdes et déposé sur le substrat. Les femelles récupèrent la cape spermatique par le cloaque et stockent les spermatozoïdes dans une poche spéciale, la spermathèque. Les œufs sont fécondés lorsqu'ils passent dans le cloaque puis sont déposés, isolés ou regroupés en grappes ou cordons (Figure 19.6*a*). Les larves sont morphologiquement similaires aux adultes, mais de plus petite taille. Elles possèdent souvent des branchies externes, une nageoire caudale, une dentition larvaire et une langue rudimentaire (Figure 19.6*b*). Le stade larvaire aquatique se métamorphose en un adulte terrestre (Figure 19.6*c*). Beaucoup d'autres salamandres entreprennent une métamorphose incomplète et sont paedomorphiques (exemple *Necturus*), c'est-à-dire qu'elles deviennent matures sexuellement en conservant des caractéristiques larvaires. La paedomorphose est obligatoire chez les mudpuppies (les nectures, genre *Necturus*, Figure 19.7). Ces espèces retiennent les caractéristiques larvaires et leur métamorphose n'a jamais été observée. Pour d'autres salamandres, celles du genre *Ambystoma* par exemple, la paedomorphose est facultative. Certaines d'entre elles conservent les caractères larvaires tant que les mares sont remplies d'eau. Lorsque celles-ci s'assèchent, elles se métamorphosent en formes terrestres, perdent les branchies et respirent avec les poumons. Ces dernières retourneront à l'eau pour se reproduire. La métamorphose des salamandres, comme celle de tous les amphibiens, est contrôlée par la glande pituitaire antérieure (hypophyse antérieure N. d. T.) et la glande thyroïde (*voir Figure 25.10*).

## Ordre des Anoures

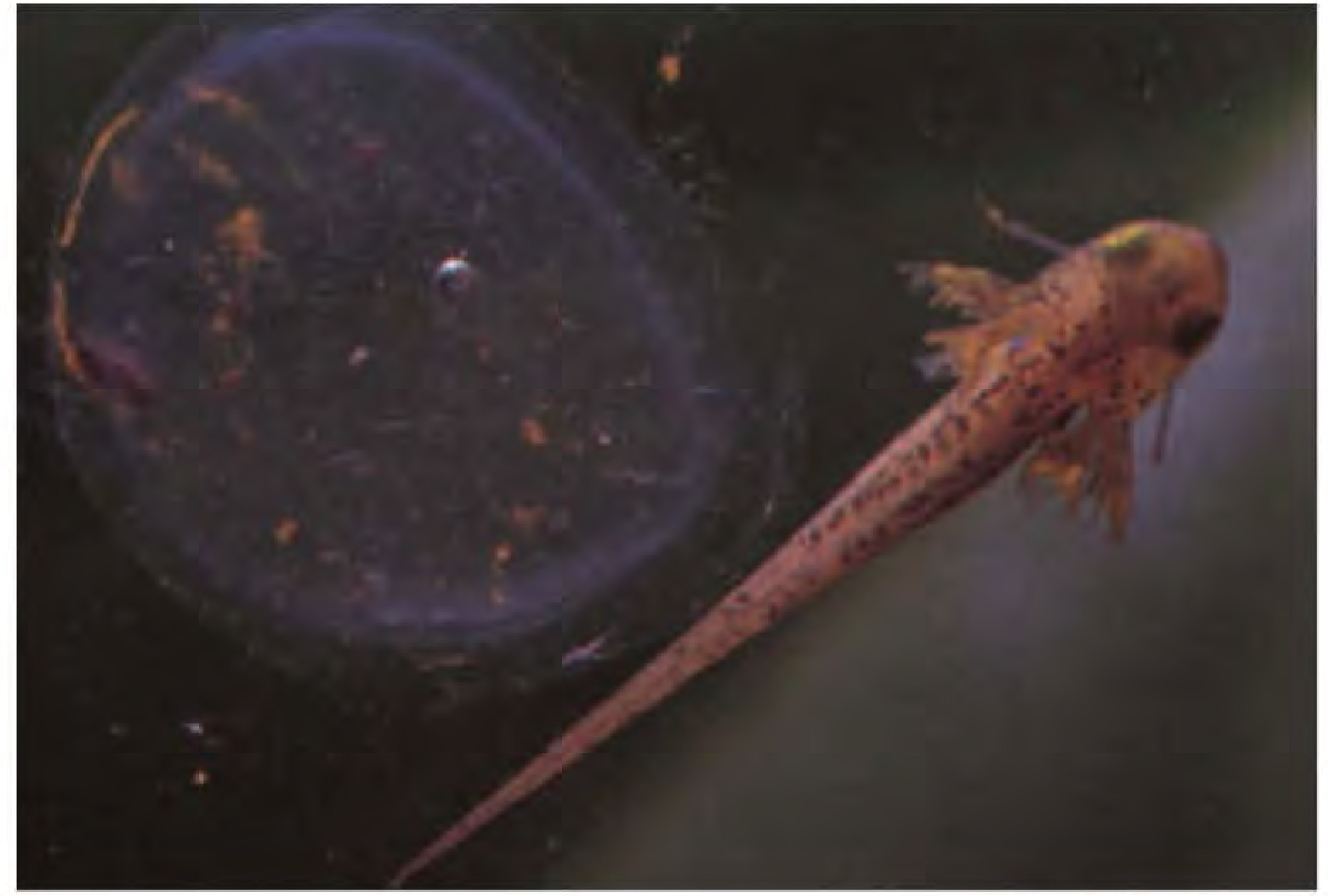
L'ordre des Anoures (Gr. *a*, sans +*oura*, queue) ou des Salientia comprend environ 4 000 espèces de grenouilles et crapauds. Les anoures vivent dans la plupart des environnements humides, excepté les hautes altitudes et quelques îles océaniques. Quelques-uns se rencontrent dans les déserts très secs. Les adultes n'ont pas de queue, et les vertèbres caudales sont soudées en une structure en forme de tige appelée urostyle. Les membres postérieurs sont longs, musculeux et se terminent par un pied palmé.

Les anoures ont des cycles de vie et de développement très divers. La fécondation est presque toujours externe ; les œufs et les larves sont typiquement aquatiques. Les larves, qui portent le nom de têtards, sont pourvues d'une queue bien développée. Leur corps est dodu et les membres n'apparaissent qu'aux derniers stades. Contrairement aux adultes, les larves sont herbivores et utilisent une sorte de bec protéique, pour se nourrir. Les larves subissent une métamorphose complète, drastique et rapide à l'issue de laquelle des juvéniles, ayant la forme du corps adulte, prennent place.

La distinction entre « grenouille » et « crapaud » est plus vernaculaire que scientifique. Le terme « crapaud » fait habituellement référence aux anoures dont la peau est relativement sèche et verruqueuse et qui sont plus terrestres que les autres membres de cet ordre. De nombreux taxa, dont les relations sont plus distantes, ont ces particularités. Les vrais crapauds appartiennent à la famille des Bufonidés (Figure 19.8). Les grenouilles ont une peau relativement lisse et préfèrent les habitats plus aquatiques. Comme pour les crapauds, de nombreuses familles d'anoures partagent ces caractéristiques. Les vraies grenouilles appartiennent à la famille des Ranidés.



(a)



(b)



(c)

**FIGURE 19.6**

**Ordre des Caudata.** (*a*) Œufs, (*b*) larve, et (*c*) adulte de la salamandre tâchetée, *Ambystoma maculatum*. Les adultes se nourrissent de vers et de petits arthropodes. Les larves sont omnivores.

## Synthèse de la section 19.2

Les membres de l'ordre des Gymnophiones sont des amphibiens fouisseurs tropicaux appelés caecilies. Ceux de l'ordre des Urodèles (Caudata) sont les salamandres. La plupart des salamandres sont terrestres. Elles se reproduisent en pratiquant la fécondation interne au moyen d'un spermatophore. Le développement comprend généralement des stades larvaires aquatiques et une métamorphose qui aboutit à des juvéniles puis des adultes terrestres. Les grenouilles et les crapauds sont les membres de l'ordre des Anoures. Les adultes n'ont pas de queue et sont pourvus de membres postérieurs longs et musculeux. La fécondation est externe ; les œufs ainsi que les larves sont habituellement aquatiques. Les larves se métamorphosent en juvéniles qui deviennent des adultes.

***En quoi les noms donnés à chaque ordre d'amphibiens sont-ils particulièrement suggestifs ?***

# 19.3 Pressions évolutives

## Compétences à acquérir

1. Justifier l'affirmation selon laquelle « la peau des amphibiens rend leur mode de vie possible, mais limite aussi leur vie au bord de l'eau ».
2. Justifier l'affirmation selon laquelle « le ventricule simple indivis de l'amphibien pourrait être considéré comme un pas évolutif régressif, mais est en fait une adaptation au mode de vie de l'amphibien ».
3. Comparer les stratégies de reproduction des membres de l'ordre des Caudata à celles des membres de l'ordre des Anoures.

La plupart des amphibiens partagent leur vie entre l'eau douce et la terre. Cette dualité se retrouve dans les systèmes du corps qui



**FIGURE 19.7**

**Le Mudpuppy de la Rivière Rouge *Necturus maculosus louisianensis*.** Les Mudpuppies comprennent deux genres dans la famille des Protéidés. Ils sont trouvés dans toute l'Amérique du Nord et en Europe (une espèce) et passent toute leur vie dans l'eau. Les échanges gazeux respiratoires se font au travers des branchies maintenues chez l'adulte depuis le stade larvaire et de la peau. Ils préfèrent les cours d'eau tranquilles et les lacs peu profonds où ils se nourrissent d'écrevisses, d'escargots et de larves d'insectes.



**FIGURE 19.8**

**Ordre des Anoures.** Le crapaud américain (*Bufo americanus*).

montrent des adaptations aux deux environnements. Dans l'eau, les amphibiens sont supportés par les propriétés de flottabilité de l'eau, les échanges gazeux se font avec l'eau et ils font face aux mêmes problèmes d'osmorégulation que les poissons d'eau douce. Sur terre, ils assurent leur propre support en s'opposant à la gravité, échangent les gaz avec l'air et tendent à perdre de l'eau.

## Structure externe et locomotion

La peau des vertébrés protège contre les microorganismes infectieux, la lumière ultraviolette, la dessiccation et les blessures mécaniques. Comme cela est discuté plus loin dans le chapitre, la peau des amphibiens intervient également dans la défense, les échanges gazeux, la régulation de la température, l'absorption et le stockage de l'eau.

La peau de l'amphibien n'est pas recouverte d'écailles (à l'exception des écailles dermiques de la plupart des caecilies), de plumes ou de poils. Elle est, toutefois, très riche en glandes et leurs sécrétions favorisent la protection. Elles maintiennent la peau humide et la protègent de la dessiccation. Elles produisent également des sécrétions adhésives qui permettent au mâle de se fixer à la femelle durant l'accouplement, ainsi que des composés chimiques toxiques qui découragent les prédateurs potentiels. La peau de beaucoup d'amphibiens est lisse bien que des épaississements épidermiques puissent être présents sous la forme de verrues, de griffes ou de textures rugueuses, type papier de verre, tous résultant de dépôts de kératine ou de la formation d'aires osseuses dures.

Tous les amphibiens produisent des sécrétions nocives ou toxiques à différents degrés. Les glandes sécrétrices, appelées glandes granulaires, sont distribuées dans toute la peau. Les sécrétions sont des mélanges complexes de molécules biologiquement actives incluant des alkaloïdes, des peptides, des amines biogènes et des stéroïdes. Les sécrétions sont émises lorsque l'amphibien est soumis à un stress, pour décourager d'éventuels prédateurs, et pour se protéger contre les infections bactériennes et fungiques. Ces sécrétions ont des effets neurotoxiques, myotoxiques, antibactériens et antifungiques. Les neurotoxines de la peau des grenouilles de la famille des Dendrobatidés ont été utilisées par les indigènes de l'Amérique du Sud pour recouvrir l'extrémité de leurs flèches empoisonnées (Figure 19.9).

Les chromatophores sont des cellules épidermiques et dermiques spécialisées responsables de la coloration et des changements de couleur de la peau. Les colorations cryptiques, aposématiques et la mimicrie sont très communes chez les amphibiens.

### *Support et locomotion*

L'eau fait flotter et supporte les animaux aquatiques. Les squelettes des poissons ont pour fonction primaire de protéger les organes internes, d'établir des points d'attachement pour les muscles, et d'empêcher le corps de collapser durant le mouvement. Chez les vertébrés terrestres, toutefois, le squelette est modifié pour supporter le corps et s'opposer à la gravité, et il doit être suffisamment fort pour résister à la tension des muscles puissants qui propulsent les vertébrés terrestres. Le crâne de l'amphibien est aplati, relativement petit, et a moins d'éléments osseux que les crânes de poissons. Ces changements l'allègent, ce qui est un avantage hors de l'eau. Des modifications dans la structure de la mâchoire et la musculature associée permettent aux vertébrés terrestres d'écraser les proies maintenues dans la bouche.

La colonne vertébrale des amphibiens est modifiée pour favoriser support et flexibilité sur terre (Figure 19.10). Elle agit en quelque sorte comme l'arche d'un pont suspendu qui supporte le poids du corps entre les paires d'appendices antérieurs et postérieurs. Les zygapophyses de chaque vertèbre empêchent la torsion. Contrairement aux poissons, les amphibiens ont un cou. La première vertèbre est une vertèbre cervicale qui s'articule avec le crâne et permet à la tête de s'incliner verticalement. La dernière vertèbre du tronc est une vertèbre sacrée. Elle ancre la ceinture pelvienne à la colonne vertébrale pour optimiser le support du corps. Un os ventral plat, appelé le sternum, est présent dans la région ventrale antérieure du tronc. Il participe à l'articulation des membres antérieurs et protège les organes internes. Il est réduit ou absent chez les Anoures.



## Que savons-nous sur les toxines de la peau des amphibiens ?

Les scientifiques et l'industrie pharmaceutique sont très intéressés par les sécrétions des glandes granulaires. Certaines de ces sécrétions ont révélé des effets antibactériens, antifungiques et même anticancéreux. D'autres sont structuralement similaires aux peptides qui interviennent naturellement dans le cerveau des vertébrés. L'étude de ces sécrétions peut nous aider à comprendre les modes d'action des composés chimiques du cerveau des vertébrés et nous aider à développer de nouvelles drogues qui, contrairement aux antibiotiques, pourraient tuer sélectivement les microbes sans induire une résistance.

Les premières recherches impliquaient que les amphibiens soient préalablement tués pour extraire les substances de leur peau. Plus tard on apprit que la stimulation électrique de la peau induisait les sécrétions qui pouvaient être récoltées sans mettre en danger l'animal. Malheureusement les sécrétions provoquées par stimulations électriques sont des mélanges complexes difficiles à manipuler. Les études moléculaires ont permis d'isoler les ARN messagers (ARNm) des cellules granulaires sans léser l'animal. Ces ARN peuvent servir de matrices pour la synthèse d'ADN renfermant les gènes codant pour les toxines. L'amplification de l'ADN par clonage, puis l'expression des gènes devraient permettre d'obtenir des quantités illimitées de substances purifiées pour les analyses. C'est la grande nouveauté. Les scientifiques auront alors la possibilité de tester une très grande richesse de substances naturelles sans léser les animaux, dont on sait que beaucoup sont en train de disparaître à un rythme alarmant.

L'origine des os des membres de vertébrés n'est pas connue avec précision ; toutefois, des similarités dans les structures des os des appendices d'amphibiens et des os des nageoires des anciens poissons sarcoptérygiens suggèrent de possibles homologies (*voir Chapitre 18 Aperçus évolutifs*). Les articulations au niveau de l'épaule, de la hanche, du coude, du genou, du poignet et de la cheville permettent une plus grande liberté de mouvement et un meilleur contact avec le substrat. La ceinture pelvienne des amphibiens est constituée de trois os (ilion, ischion et pubis) qui attachent fermement les appendices à la colonne vertébrale. Ces os, qui sont présents chez tous les tétrapodes, mais pas chez les poissons, sont importants dans le support sur terre.

Les tétrapodes dépendent plus de leurs appendices que de la paroi de leur corps pour la locomotion. En conséquence, la musculature de la paroi est réduite alors que la musculature appendiculaire prédomine. (La différence est visible quand on compare un plat de poisson et un plat de pattes de grenouilles).



**FIGURE 19.9**

**La Grenouille Poison Flèche (*Dendrobates imitator*).** Les sécrétions glandulaires de la peau des membres de la famille des Dendrobatidés sont des neurotoxines qui protègent ces grenouilles des prédateurs. Le patron de coloration brillante visible ici est un exemple de coloration aposématique, qui avertit les prédateurs potentiels de la toxicité de cette grenouille.

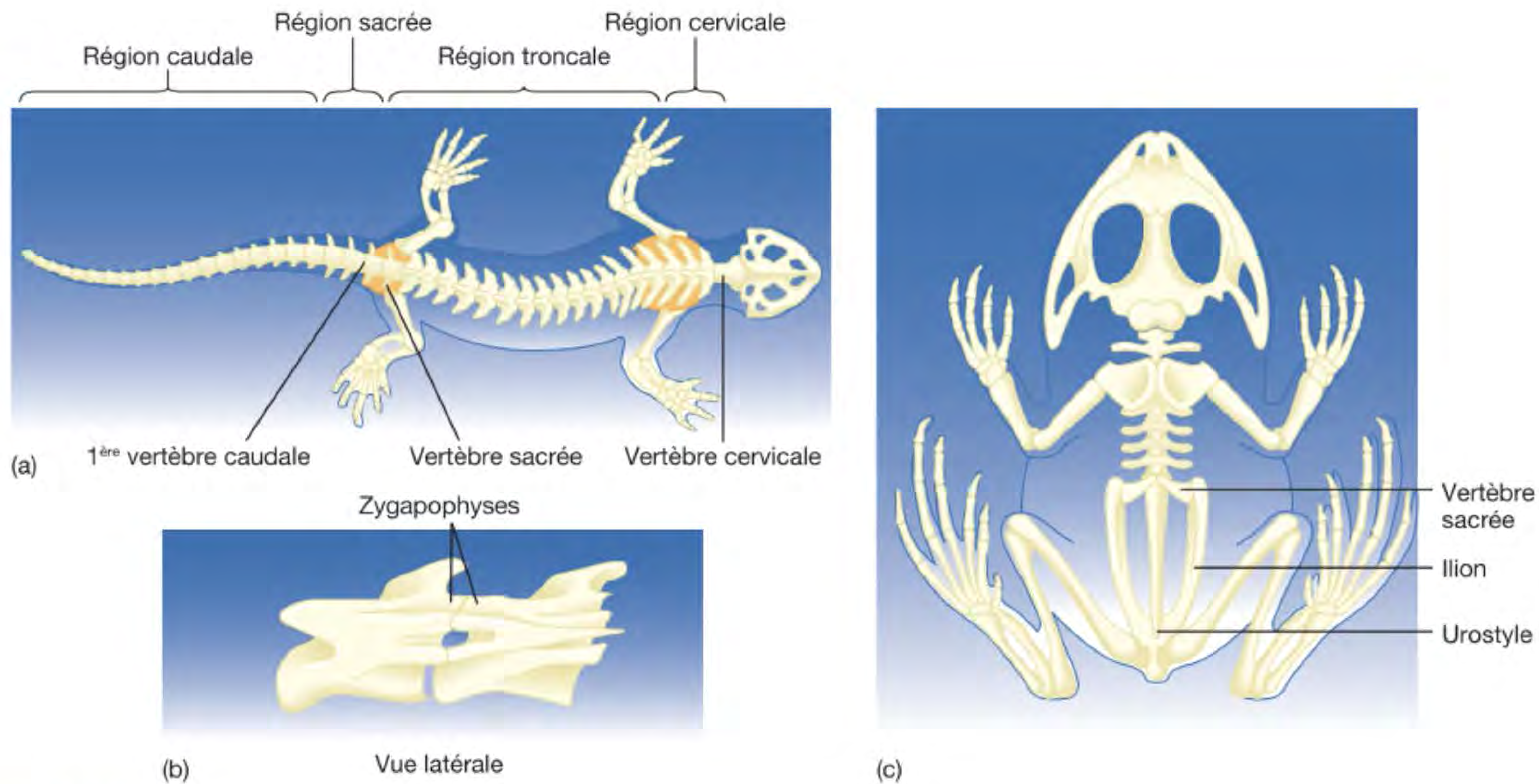



**FIGURE 19.10**

**Squelettes des Amphibiens.** (*a*) Le squelette de la salamandre est divisé en quatre régions : cervicale, troncale, sacrée et caudale. (*b*) Des processus qui s'emboîtent empêchent la colonne de se tordre. (*c*) Squelette de grenouille montrant les adaptations au saut. Noter la longueur des pattes postérieures et leur solide attachement à la colonne vertébrale par l'intermédiaire de l'ilion et de l'urostyle.

Les salamandres pratiquent une forme de locomotion peu spécialisée qui rappelle les vagues ondulatoires qui parcourent le corps d'un poisson. Les salamandres terrestres se déplacent selon un mode basé sur les mouvements des membres et du corps dans lequel le mouvement alterné des appendices résultant des contractions musculaires provoque une courbure du corps qui entraîne l'enjambée (Figure 19.11). Les caecilies ont un mouvement en accordéon dans lequel des parties adjacentes du corps poussent ou tirent en avant en même temps. Les longues pattes postérieures et la ceinture pelvienne des anoures sont adaptées au saut. L'os dorsal du pelvis (ilion) est allongé antérieurement et solidement attaché à la colonne vertébrale et l'urostyle qui est allongé postérieurement s'attache au pelvis (*voir Figure 19.10*). Ces modifications du squelette renforcent la moitié postérieure du corps de l'anoure. La longueur des pattes postérieures et la puissance des muscles forment un système de levier efficace pour le saut. Du tissu conjonctif élastique et des muscles attachent la ceinture pectorale au crâne et à la colonne vertébrale et fonctionnent comme des absorbeurs de chocs pour les membres antérieurs lors de l'atterrissage.

## Nutrition et système digestif

Les amphibiens adultes sont carnivores et se nourrissent d'une grande variété d'invertébrés. Les régimes de quelques anoures, toutefois, sont plus diversifiés. Par exemple, la grenouille-taureau a pour proies de petits mammifères, des oiseaux et d'autres anoures. Les facteurs principaux qui déterminent le choix des proies sont la taille et la disponibilité. La plupart des larves sont herbivores et se nourrissent d'algues ou de plantes. La plupart des amphibiens localisent leur proie par la vue ou attendent simplement qu'elles passent à côté. L'olfaction joue un rôle important pour la détection des proies par les salamandres aquatiques et les caecilies.

Beaucoup de salamandres sont peu spécialisées dans leurs méthodes de nutrition, utilisant seulement leurs mâchoires pour capturer les proies. Les anoures et les salamandres pléthodontides, toutefois, mettent en jeu leur langue et les mâchoires. Leur mécanisme de capture est différent. Une vraie langue apparaît pour la première fois chez les amphibiens. (La « langue » des poissons est simplement un repli de chair du plancher de la cavité buccale. La

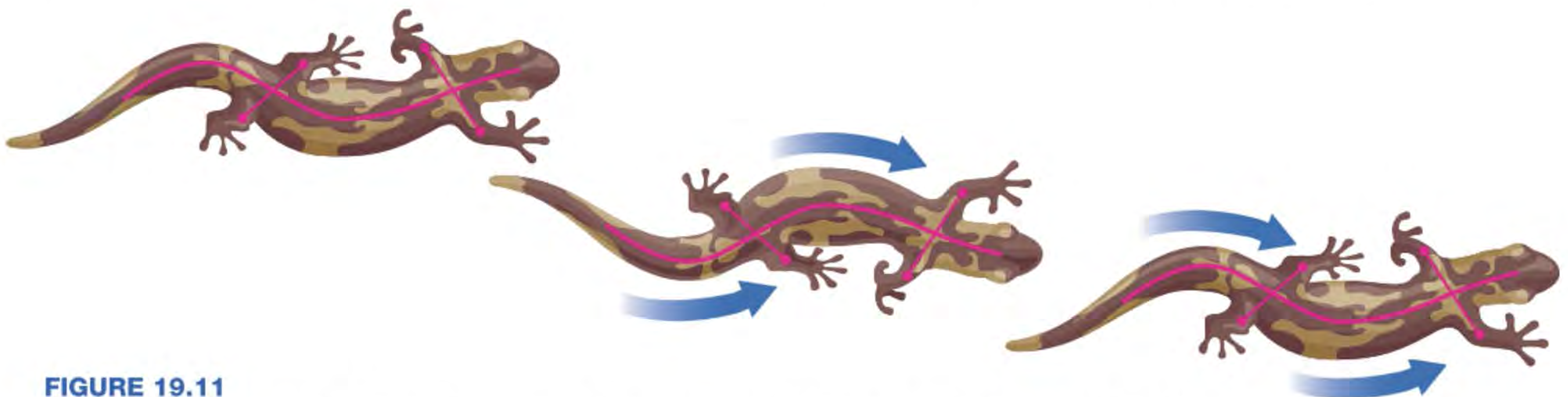


**FIGURE 19.11**

**Locomotion de la salamandre.** Pattern du mouvement des membres dans la locomotion de la salamandre (flèches bleues).

nourriture du poisson est engloutie en entier et n'est pas manipulée par la « langue »). La langue de l'anoure est attachée au bord antérieur de la mâchoire et se replie sur le plancher de la cavité buccale. Des glandes buccales muqueuses au bout de la langue produisent des sécrétions collantes. Quand une proie s'approche, l'anoure se précipite et projette sa langue (Figure 19.12). La langue se retourne et la mâchoire inférieure se baisse. La tête s'incline en jouant sur sa seule vertèbre cervicale ce qui permet de viser. L'extrémité de la langue prend au piège la proie puis la langue et la proie sont amenées à l'intérieur de la bouche. Tout ceci ne prend pas plus de 0,05 à 0,15 seconde ! L'anoure maintient la proie en la pressant contre les dents du toit de la cavité buccale, et la langue et d'autres muscles buccaux poussent la nourriture dans l'œsophage. Les yeux s'enfoncent durant l'engloutissement et participent également à ce mouvement. La protrusion de la langue des salamandres pléthodontides met en jeu des muscles associés à l'os hyoïde présent dans le plancher de la cavité buccale.

## Circulation, échanges gazeux et régulation de la température

Le système circulatoire des amphibiens est remarquablement adapté à cette vie partagée entre les habitats aquatique et terrestre. La séparation des circuits pulmonaire et systémique est moins efficace chez les amphibiens que chez les poissons-dipneustes (Figure 19.13 ; *voir également Figure 18.15b*). L'atrium est partiellement divisé chez les salamandres, mais l'est complètement chez les anoures. Le ventricule n'a pas de septum. Une valve (ou valvule) spirale dans le cône artériel ou aorte ventrale aide à diriger le sang dans les circuits pulmonaire et systémique. Comme discuté plus loin, les échanges gazeux s'effectuent aussi bien à travers la peau qu'au niveau des poumons. Par conséquent, le sang qui entre dans le côté droit du cœur est à peu près autant oxygéné que le sang en provenance des poumons quand ils sont présents. (La plupart des salamandres adultes n'ont pas de poumons). Quand un amphibien adulte est complètement submergé, tous les échanges gazeux s'effectuent à travers la peau et les autres surfaces humides ; le sang qui arrive à l'oreillette droite a donc une concentration en oxygène plus élevée que celui qui retourne à l'oreillette gauche en provenance des poumons. Dans ces conditions, les vaisseaux sanguins qui conduisent aux poumons se contractent, réduisant ainsi l'apport de sang et permettant une conservation maximale de l'énergie. Cette adaptation est particulièrement valable pour les grenouilles et les salamandres qui passent l'hiver dans la vase au fond d'une mare.

Les amphibiens adultes ont moins d'arcs aortiques que les poissons. Une fois le cône artériel franchi, le sang emprunte l'artère carotide (arc aortique III) qui l'amène à la tête ; l'artère systémique (arc aortique IV) qui le distribue au corps ; ou l'artère pulmonaire (arc aortique VI).

En plus d'un système circulatoire sanguin, les amphibiens possèdent un système lymphatique bien développé. Il est constitué de vaisseaux aveugles qui ramènent au système circulatoire sanguin les fluides, protéines et ions filtrés au niveau des réseaux de capillaires et présents dans les espaces intertissulaires (lymphe interstitielle N. d. T.). Le système lymphatique transporte également l'eau absorbée au niveau de la peau. Contrairement aux autres vertébrés, les amphibiens ont des vaisseaux contractiles, appelés cœurs lymphatiques, qui propulsent le fluide (lymphe circulante N. d. T.) dans le système. Les espaces lymphatiques situés entre les muscles de la paroi du corps et la peau transportent et stockent l'eau qui a traversé la peau.



**FIGURE 19.12**

**Capture de la proie par projection – saisie chez un Crapaud.** La langue s'attache au bord antérieur de la mâchoire du crapaud et se projette hors de la bouche pour capturer la proie avec ses sécrétions collantes.

### *Échanges gazeux*

Les animaux terrestres dépensent moins d'énergie pour déplacer l'air au niveau des surfaces d'échanges que les organismes aquatiques parce que l'air contient vingt fois plus d'oxygène par unité de volume que l'eau. D'autre part, les échanges d'oxygène et de dioxyde de carbone requièrent des surfaces humides, et l'exposition de surfaces respiratoires à l'air peut entraîner une perte rapide d'eau.

Quiconque a recherché des grenouilles sur les berges de mares et de cours d'eau sait que la peau des amphibiens est humide. La peau des amphibiens est également enrichie en réseaux de capillaires. Ces deux facteurs permettent à la peau de fonctionner comme un organe respiratoire. Les échanges gazeux qui s'effectuent à travers la peau caractérisent la **respiration cutanée** qui se déroule dans l'eau ou sur terre. Cette possibilité explique que la grenouille puisse passer l'hiver dans la vase sur le fond d'une mare. Chez les salamandres, 30 à 90 % des échanges gazeux s'effectuent à travers la peau. De tels échanges se déroulent également à travers les surfaces humides de la bouche et du pharynx. Cette **respiration buccopharyngée** représente entre 1 et 7 % du total des échanges gazeux.

À l'exception des salamandres pléthodontides, les amphibiens ont des poumons (Figure 19.14 a). Les poumons de salamandres sont de simples sacs. Ceux des anoures sont subdivisés, ce qui augmente la surface d'échanges. La ventilation pulmonaire met en jeu un mécanisme de **pompe buccale**. Les muscles de la cavité buccale

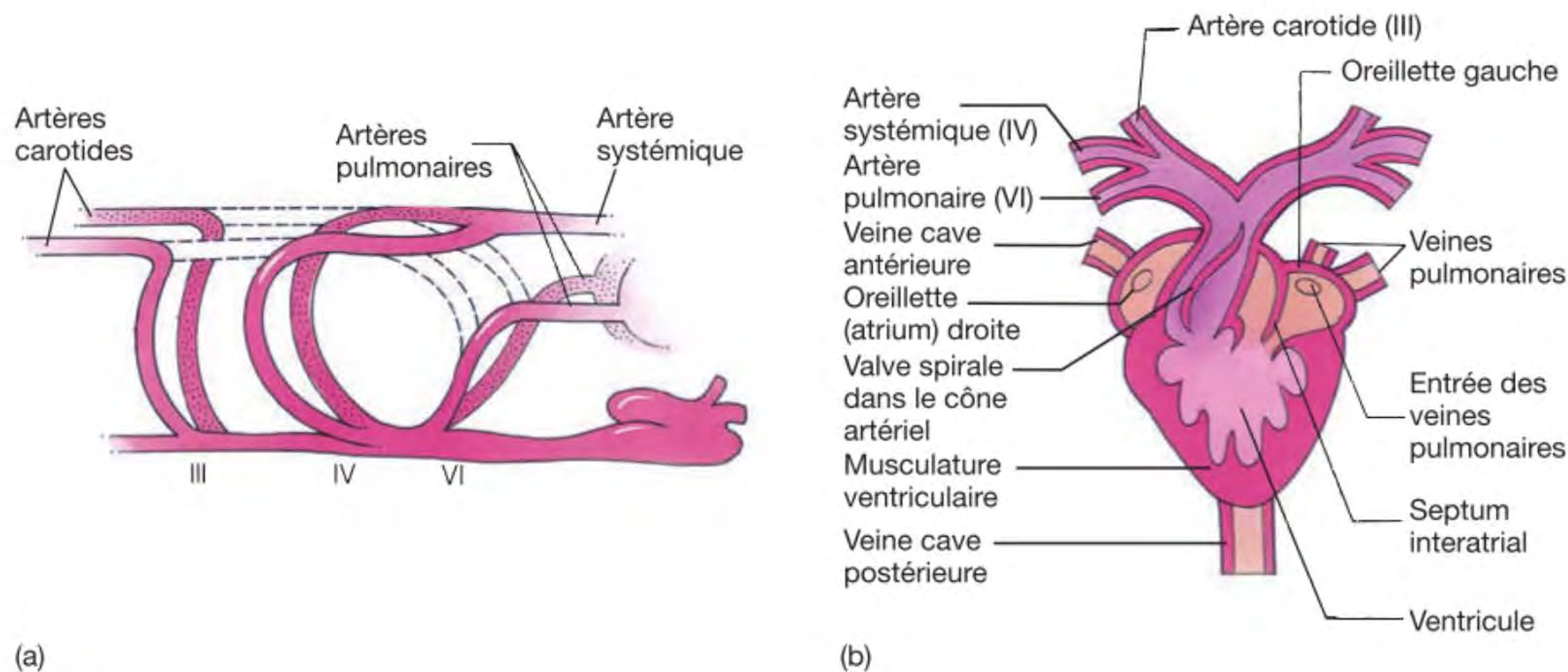



**FIGURE 19.13**

**Représentation diagrammatique du système circulatoire d'un anoure.** (*a*) Les chiffres romains désignent les différents arcs aortiques. Les vaisseaux représentés en pointillés sont perdus durant le développement embryonnaire. (*b*) Vue ventrale du cœur.

et du pharynx créent une pression positive pour forcer l'air à entrer dans les poumons (Figure 19.14*b-e*).

Les respirations cutanée et buccopharyngée ont un désavantage, car leur contribution à l'échange total de gaz est pratiquement constante. Les quantités de gaz échangés au niveau de ces surfaces ne peuvent être augmentées lorsque le taux de métabolisme s'accroît. Les poumons, toutefois, compensent le manque. Leur contribution augmente, lorsque la température ambiante et l'activité s'élèvent. À 5 °C, à peu près 70 % des échanges se déroulent au niveau de la peau et la limite de la bouche. À 25 °C, la quantité absolue d'oxygène échangé à travers les surfaces externes du corps ne change pas significativement, mais parce que la respiration pulmonaire augmente, les échanges au niveau de ces surfaces ne représentent qu'environ 30 % de la quantité d'oxygène totale échangée.

Les larves d'amphibien et quelques adultes pratiquent une respiration branchiale. Les axes cartilagineux qui se différencient entre les fentes pharyngiennes embryonnaires supportent trois paires de branchies. Durant la métamorphose, les branchies sont

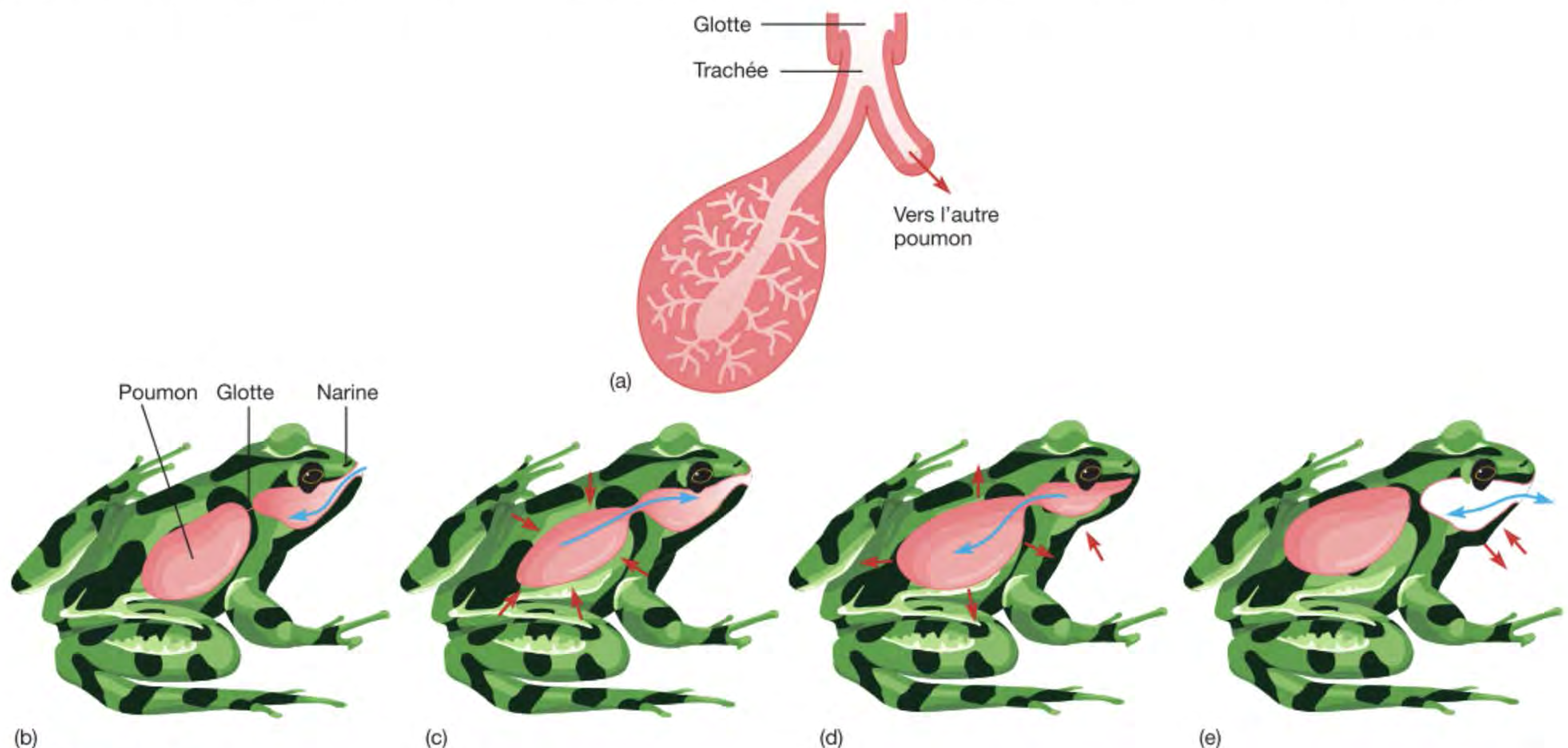



**FIGURE 19.14**

**Structure du poumon d'amphibien, pompe buccale et ventilation buccopharyngée.** (*a*) Structure du poumon d'une grenouille. (*b*) L'ouverture du tractus respiratoire (glotte) fermée, le plancher buccal s'abaisse et l'air entre dans la cavité buccale. (*c*) La glotte s'ouvre, l'élasticité des poumons et la contraction de la paroi du corps forcent l'air hors des poumons, et celui-ci bute contre l'air qui vient d'être pris dans la bouche. (*d*) La bouche et la narine se ferment, le plancher buccal se soulève et chasse l'air dans les poumons. (*e*) La glotte fermée, les oscillations du plancher buccal entraînent l'échange de l'air dans la cavité buccale de manière à faciliter la respiration buccopharyngée. Les flèches bleues montrent les mouvements de l'air. Les flèches rouges montrent les mouvements des poumons et de la paroi du corps.

résorbées, les fentes pharyngiennes se ferment et les poumons deviennent fonctionnels.

## *Régulation de la température*

Les amphibiens sont des ectothermes. (Ils dépendent de sources de chaleur externes pour maintenir la température du corps, *voir Chapitre 28*). Tout animal aquatique mal isolé, indépendamment de la quantité de chaleur métabolique qu'il produit, perd de la chaleur aussi vite qu'elle est produite en raison du puissant pouvoir d'absorption de chaleur de l'eau. Lorsque les amphibiens sont dans l'eau, leur température est donc celle de leur environnement. Sur terre, toutefois, les températures corporelles peuvent être différentes de celles de l'environnement.

La régulation de la température est principalement comportementale. La perte de chaleur par évaporation entraîne un peu de refroidissement. De plus, beaucoup d'amphibiens sont nocturnes et restent dans des terriers plus frais ou sous la litière de feuilles humide durant les heures les plus chaudes de la journée. Les amphibiens peuvent se chauffer en se mettant au soleil ou en se positionnant sur des surfaces chaudes. Les températures corporelles peuvent être de 10 °C supérieures à la température de l'air. Se mettre au soleil après un repas est courant, car l'augmentation de la température interne élève la vitesse de toutes les réactions métaboliques – incluant les fonctions digestives, la croissance, et le dépôt de graisse nécessaire pour survivre pendant les périodes de dormance.

Les températures journalières et saisonnières de l'environnement des amphibiens fluctuent largement et ceux-ci ont donc des marges de tolérance importantes. Les températures critiques extrêmes pour quelques salamandres varient de −2 à 27 °C, et pour quelques anoures de 3 à 41 °C.

## Fonctions nerveuse et sensorielle

Le système nerveux des amphibiens est similaire à celui des autres vertébrés. Le cerveau des vertébrés adultes se développent à partir de trois subdivisions embryonnaires (trois puis cinq vésicules embryonnaires N. d. T.). Chez les amphibiens, le cerveau antérieur (forebrain) contient les centres olfactifs ainsi que les régions qui contrôlent les changements de couleur et les fonctions viscérales. Le cerveau moyen (midbrain) renferme une région appelée le tectum (toit) optique qui intègre l'information sensorielle et initie les réponses motrices. Le cerveau moyen traite aussi l'information sensorielle visuelle. Le cerveau postérieur (hindbrain) intervient dans la coordination motrice, la régulation du rythme cardiaque et le mécanisme de la respiration.

Beaucoup de récepteurs sensoriels sont largement distribués dans la peau. Certains sont simplement des extrémités nerveuses dénudées qui répondent à la chaleur, au froid, à la douleur. Le système de la ligne latérale, structuralement similaire à celui des poissons est présent chez toutes les larves aquatiques, les salamandres adultes aquatiques et quelques anoures adultes. Les organes de la ligne latérale sont isolés ou assemblés en petits groupes le long des faces latérales et dorsolatérales du corps, et particulièrement au niveau de la tête. Ces récepteurs sont sensibles à des vibrations de faible fréquence dans l'eau et aux mouvements de l'eau provoqués par l'animal. Sur terre, toutefois, les récepteurs de la ligne latérale ont un rôle nettement moins important.

La chémoréception est un sens important pour beaucoup d'amphibiens. Les chémorécepteurs se localisent dans l'épithélium nasal et la bordure de la bouche, sur la langue et au niveau de la peau.

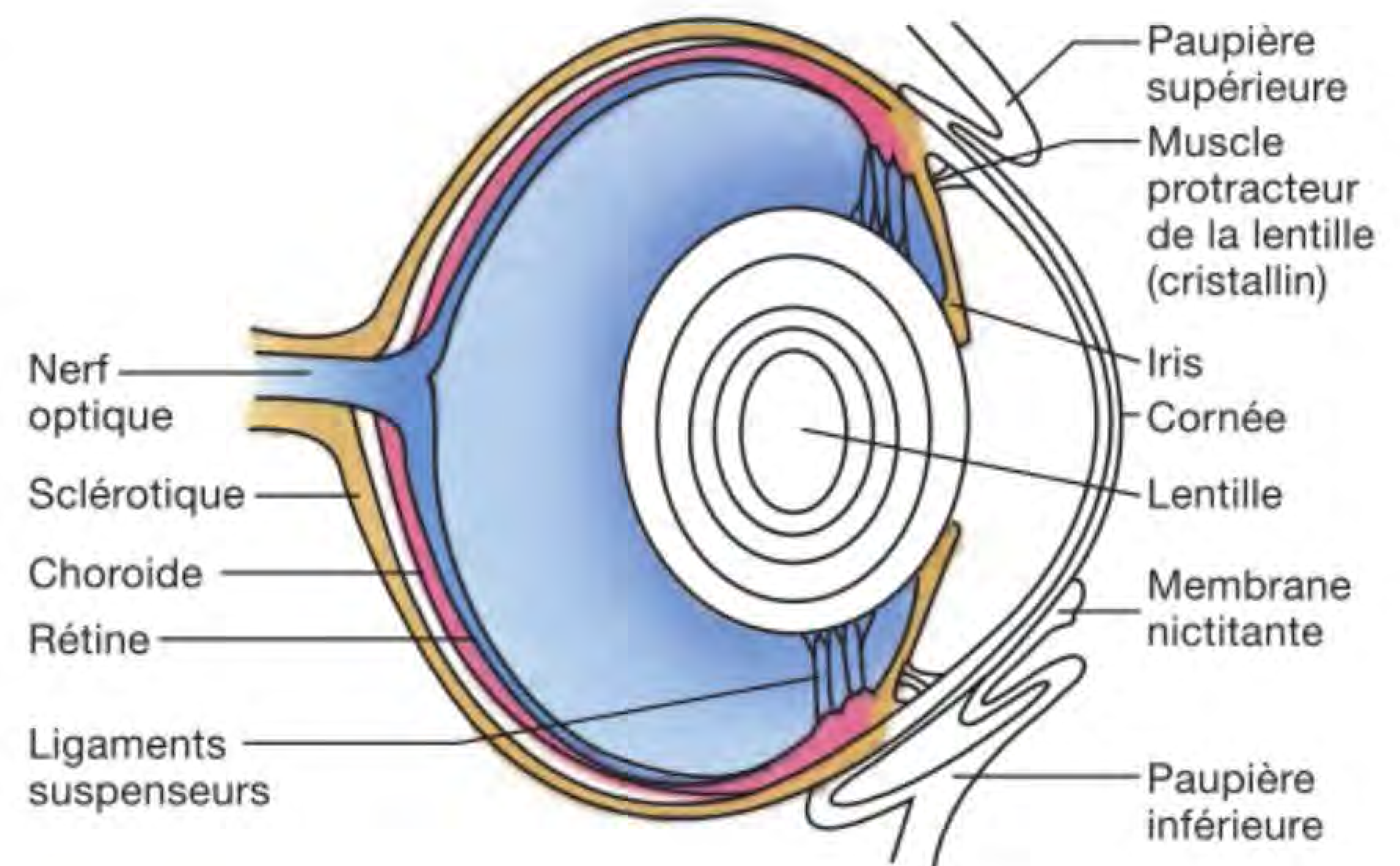



**FIGURE 19.15**

**Œil d'amphibien.** Coupe longitudinale de l'œil de la grenouille léopard, *Rana pipiens*.

L'olfaction intervient dans la reconnaissance du partenaire sexuel pour l'accouplement ainsi que dans la détection des substances nocives et dans la localisation de la nourriture.

La vision est un sens très important pour les amphibiens, car ce sont principalement des chasseurs à vue, réagissant souvent aux mouvements de leurs proies. (Les caecilies sont une exception notable). De nombreuses adaptations permettent aux yeux des amphibiens de fonctionner dans les environnements terrestres (Figure 19.15). Les yeux de quelques-uns d'entre eux (par exemple les anoures et quelques salamandres) sont sur le devant de la tête favorisant la vision binoculaire et une bonne perception de la profondeur nécessaires à la capture des proies. D'autres amphibiens à petits yeux latéraux (quelques salamandres) n'ont pas de vision binoculaire. La paupière inférieure, mobile ; nettoie et protège l'œil. Sur une grande partie, elle est transparente et porte le nom de **membrane nictitante**. Quand le globe oculaire se rétracte dans l'orbite du crâne, la membrane nictitante recouvre la cornée. De plus, des glandes orbitales lubrifient et lavent l'œil. Ensemble, paupières et glandes gardent l'œil libre de toute poussière et d'autres débris. La lentille, de grande taille, est ronde. Elle est située en arrière de la cornée, entourée d'un repli épithélial appelé iris. L'iris peut se dilater ou se contracter et contrôler ainsi le diamètre de la pupille.

La mise au point ou accommodation fait converger les rayons lumineux sur un point focal localisé sur la rétine. Les ondes lumineuses qui se propagent dans l'air sont réfractées au niveau de la cornée en raison de la différence de densité des deux milieux (la cornée sépare deux milieux d'indices de réfraction différents N. d. T.). La lentille provoque une réfraction supplémentaire. Comme les yeux de la plupart des tétrapodes, l'œil d'amphibien, au repos, fait converger sur la rétine les rayons en provenance d'objets éloignés. Dans le cas d'objets rapprochés, la mise au point est assurée par un déplacement de la lentille vers l'avant suite à la contraction réflexe du muscle protracteur de la lentille (*voir Figure 19.15*). Les récepteurs visuels, cônes et bâtonnets sont dans la rétine. Comme les cônes sont associés à la vision des couleurs chez d'autres vertébrés, leur présence laisse supposer qu'il en est de même chez les amphibiens, lesquels pourraient donc être sensibles à des longueurs d'onde lumineuses différentes. L'étendue du spectre toutefois est inconnue. Les interconnections neuronales au sein de la rétine sont complexes et offrent à l'amphibien la possibilité de faire la distinction entre un insecte qui vole, les effets d'ombre provoqués par un

prédateur qui s'approche, les mouvements en arrière-plan, comme les herbes bougeant sous l'effet du vent.

Le système auditif des amphibiens est nettement une adaptation évolutive à la vie sur terre. Il transmet à la fois les vibrations du substrat et, chez les anoures, celles de l'air. Les oreilles des anoures comprennent une membrane tympanique, une oreille moyenne et une oreille interne. La membrane tympanique est une portion de tégument tendue par un anneau cartilagineux. Elle reçoit les vibrations de l'air et les transmet à l'oreille moyenne, chambre située au-dessous. Un ossicule (os) de l'oreille moyenne, le stapes (columelle), appuyé contre la membrane tympanique, transmet les vibrations à l'oreille interne (voir Figure 24.20). Les vibrations de l'air à hautes fréquences (1 000 à 5 000 Hz) sont transmises à l'oreille interne par la membrane tympanique. Les vibrations à faibles fréquences (100 à 1 000 Hz) du substrat sont transmises par les appendices antérieurs et la ceinture pectorale à l'oreille interne par l'intermédiaire d'un second ossicule appelé opercule.

Les muscles fixés à l'opercule et au stapes peuvent bloquer l'un ou l'autre de ces ossicules, permettant à l'anoure de faire la distinction entre les sons de hautes et de basses fréquences. Ce mécanisme est adaptatif parce que les anoures utilisent ces deux spectres de fréquences dans différentes situations. L'accouplement utilise des sons de haute fréquence importants uniquement pendant une partie de l'année (saison de la reproduction). À d'autres moments, les sons de basses fréquences peuvent alerter de l'approche d'un prédateur.

Les salamandres n'ont pas de membrane tympanique, ni de cavité tympanique sous-jacente. Elles vivent dans les cours d'eau, les mares; les caves et sous la litière de feuilles. Elles n'émettent pas d'appels pour la reproduction et les seuls sons qu'elles entendent ont pour origine les vibrations de basses fréquences transmises par le substrat et le crâne au stapes et à l'oreille interne.

Le sens de l'équilibre et du maintien est similaire à celui décrit chez les poissons au Chapitre 18. L'oreille interne des amphibiens renferme des canaux semi-circulaires qui permettent de détecter les mouvements de rotation et d'autres plages sensorielles qui répondent à la gravité et sont sensibles à l'accélération et la décélération linéaires.

## Excrétion et osmorégulation

Les reins des amphibiens sont situés sur les côtés de part et d'autre de l'aorte dorsale contre la paroi dorsale de la cavité corporelle. Un canal conduit au cloaque, et une vessie urinaire, structure de stockage, se présente comme une excroissance ventrale du cloaque.

Le produit d'excrétion azotée est l'ammoniac ou l'urée. Les amphibiens qui vivent en eau douce excrètent de l'ammoniac. C'est le produit terminal du métabolisme protéique ; qui ne nécessite aucune énergie puisqu'il n'est pas convertible en d'autres produits. Les effets toxiques de l'ammoniac sont évités, car il diffuse rapidement dans l'eau environnante. Les amphibiens qui passent plus de temps sur terre excrètent de l'urée, synthétisée dans le foie à partir de l'ammoniac. Bien que l'urée soit moins toxique que l'ammoniac, son excrétion requiert encore des quantités d'eau relativement importantes. Contrairement à l'ammoniac, l'urée peut être stockée dans la vessie urinaire. Quelques amphibiens excrètent de l'ammoniac quand ils sont dans l'eau et de l'urée quand ils sont sur terre.

Un des plus gros problèmes auquel les amphibiens doivent faire face est l'osmorégulation. Dans l'eau, ils sont soumis aux mêmes contraintes que les poissons d'eau douce. Ils doivent se débarrasser de l'eau en excès et conserver les ions essentiels. Les reins des amphibiens produisent de grandes quantités d'urine hypotonique, et la peau et la paroi de la vessie urinaire transportent $Na^+$, $Cl^-$ et d'autres ions dans le sang.

Sur terre, les amphibiens doivent garder leur eau. Ils ne remplacent pas l'eau en buvant de façon intentionnelle, n'ont pas un épiderme imperméable comme celui des autres tétrapodes ni des reins capables de produire une urine hypertonique. À la place, les amphibiens limitent les pertes d'eau par leur comportement en limitant l'exposition aux conditions desséchantes. Beaucoup d'amphibiens terrestres sont nocturnes. Durant la journée, aux heures de pleine lumière, ils se retirent dans des zones à haute humidité comme sous les pierres, les troncs d'arbres, les paillis de feuilles ou les creux. L'eau perdue pendant les activités nocturnes doit être remplacée par l'eau récupérée à travers la peau lorsque l'animal est dans sa retraite. Les amphibiens diurnes vivent généralement dans des zones humides et se réhydratent en entrant dans l'eau. Beaucoup d'amphibiens réduisent les pertes d'eau par évaporation en réduisant au maximum les parties du corps exposées à l'air. Ils courbent le corps, replient les pattes et les maintiennent étroitement accolées à lui (Figure 19.16*a*). Les individus peuvent aussi se regrouper en paquets compacts de manière à réduire la surface totale d'exposition.

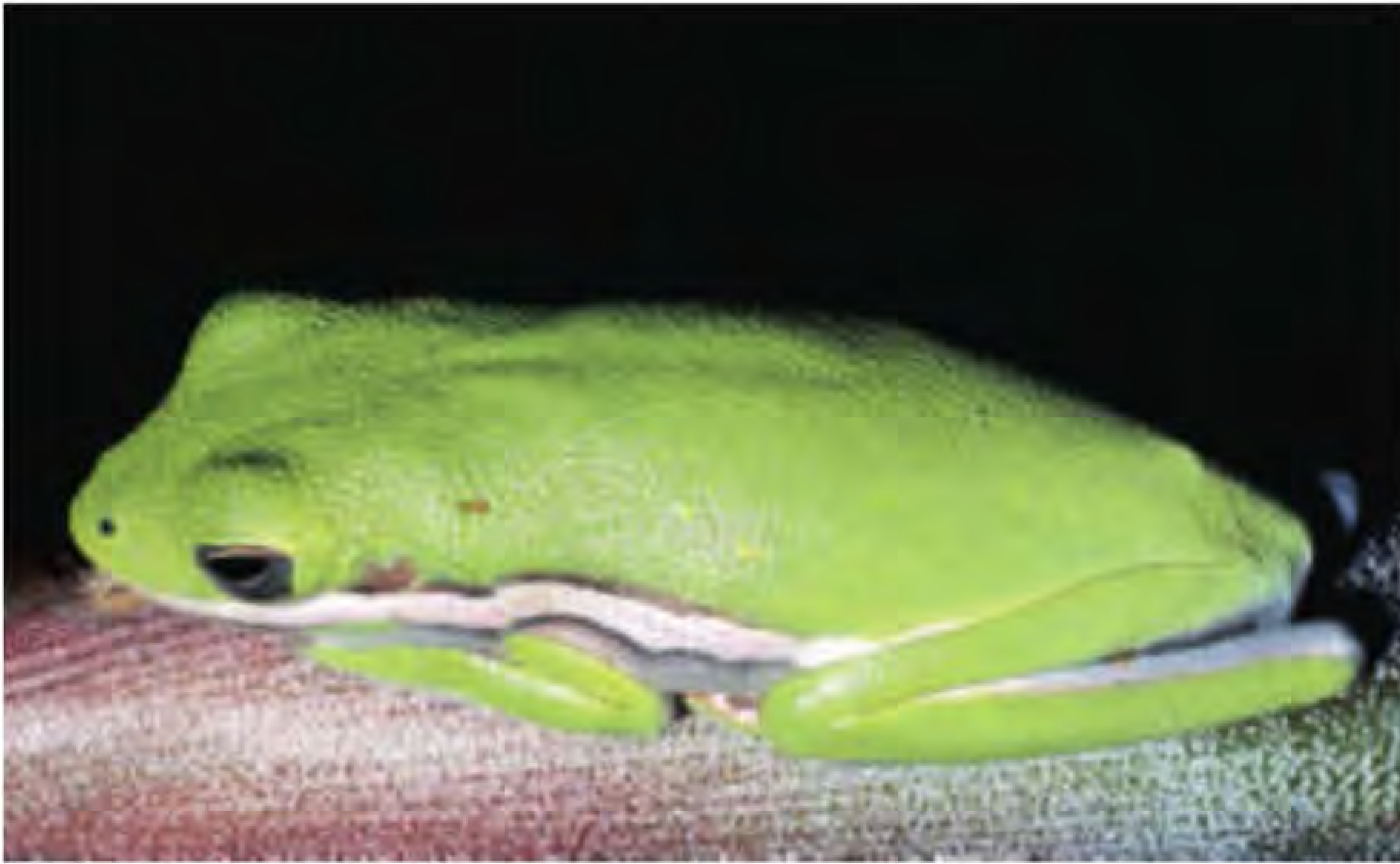
Certains amphibiens ont des revêtements de protection qui réduisent les pertes d'eau. Des régions durcies de la peau sont résistantes et sont utilisées pour boucher les entrées des terriers ou toute ouverture des retraites de manière à maintenir un haut degré d'humidité. D'autres amphibiens forment des cocons qui enferment le corps durant de longues périodes de dormance. Les cocons ont pour origine les couches externes de la peau qui se détachent et prennent l'allure d'un parchemin. Ces cocons ne sont ouverts qu'aux niveaux des narines et de la bouche et, dans des conditions expérimentales, la réduction de la perte d'eau, comparée à celle de témoins non encoconnés est de 20 à 50 % (Figure 19.16*b*).

Paradoxalement, la peau – la surface la plus importante de perte d'eau et d'échanges gazeux – est aussi la structure la plus importante pour la réhydratation. Quand un amphibien aplatit son corps sur des surfaces humides, la peau, particulièrement celle de la région pelvienne, absorbe l'eau. La perméabilité de la peau, sa vascularisation et les sculptures épidermiques favorisent la réabsorption de l'eau. De petits canaux augmentent la surface et répandent l'eau sur des surfaces qui ne sont pas nécessairement directement au contact de l'eau.

Les amphibiens peuvent aussi stocker temporairement de l'eau. L'eau accumulée dans la vessie urinaire et dans les sacs lymphatiques peut être sélectivement réabsorbée pour remplacer l'eau perdue par évaporation. Les amphibiens qui vivent dans des environnements très secs peuvent stocker des volumes d'eau équivalents à 35 % de leur poids total.

## Reproduction, développement et métamorphose

Les amphibiens sont dioïques ; ovaires et testicules sont localisés près de la paroi dorsale du corps. La fécondation est généralement externe (les caecilies et la plupart des salamandres sont des exceptions) et, parce que les œufs sont dépourvus d'enveloppes protectrices, le développement est inféodé aux milieux humides, l'eau habituellement. Quelques anoures ont des nids terrestres qui sont maintenus humides, car enveloppés d'écume ou localisés près de l'eau et susceptibles d'être inondés. Chez quelques espèces, les stades larvaires se développent à l'intérieur des membranes de l'œuf et l'éclosion libère des juvéniles qui ressemblent aux adultes. Seulement 10 % des salamandres pratiquent la fécondation externe.


(a)


(b)

**FIGURE 19.16**

**Conservation de l'eau par les Anoures.** (*a*) Position de repos pendant le jour de la grenouille verte arboricole *Hyla cinerea*. Les appendices repliés sous le corps réduisent la surface exposée. (*b*) La grenouille fouisseuse Australienne, *Cyclorana alboguttatus*, dans son terrier et sa peau retenant l'eau.

Toutes les autres forment des spermatophores et la fécondation est interne. Les œufs sont déposés dans le sol, dans l'eau ou sont retenus dans l'oviducte durant le développement. Toutes les caecilies ont une fécondation interne et 75 % ont un développement interne. Le développement des amphibiens, que les zoologistes ont étudié de façon intensive, inclut aussi des stades larvaires appelés têtards. Les têtards d'amphibiens diffèrent souvent des adultes par leur mode de respiration, le type de locomotion et le régime alimentaire. Ces différences limitent la compétition entre les adultes et les larves.

Les interactions entre les contrôles internes (en grande partie hormonaux) et les facteurs extérieurs déterminent le rythme des activités de reproduction. Dans les régions tempérées, la température semble être le facteur environnemental le plus important qui induit les changements physiologiques associés à la reproduction et les périodes de reproduction sont saisonnières, correspondant au printemps et à l'été. Dans les régions tropicales, la reproduction des amphibiens intervient pendant les saisons des pluies.

Un comportement de cour aide les individus à trouver des sites de reproduction et d'identifier les partenaires potentiels. Il prépare aussi les individus à l'accouplement et assure que les œufs sont fécondés et déposés là où les chances de développement sont les plus grandes.

Le comportement de cour et l'accouplement reposent principalement sur des signaux olfactifs et visuels chez les salamandres alors que chez les anoures les vocalises et les signaux tactiles jouent un rôle important. Beaucoup d'espèces se rassemblent en un lieu durant les périodes d'activité reproductrice intense. Les vocalises des mâles sont propres à l'espèce et interviennent dans l'attraction initiale et le contact entre les partenaires sexuels. Les signaux tactiles prennent ensuite le relais. Le mâle saisit la femelle – ses pattes antérieures autour de sa taille – de telle sorte qu'ils soient orientés dans le même sens, le mâle en position dorsale par rapport à la femelle. Cette position, appelée **amplexus**, dure généralement de 1 à 24 heures, mais, chez certaines espèces, peut s'étaler sur plusieurs jours (Figure 19.17). Durant l'amplexus, le mâle évacue les spermatozoïdes en même temps que la femelle rejette les œufs. Chez beaucoup d'anoures, les mâles possèdent des doigts élargis pour presser les femelles et faire évacuer les œufs.

On a peu d'informations sur le comportement reproducteur des caecilies. Les mâles possèdent un organe d'intromission qui est une modification de la paroi du cloaque. La fécondation est interne.



**FIGURE 19.17**

**Amplexus.** Chez les grenouilles, les œufs sont évacués et fécondés quand le mâle (grenouille la plus petite) monte et saisit la femelle. Ce positionnement porte le nom d'amplexus.

## *Vocalisation*

La production de sons est principalement une fonction impliquée dans la reproduction des anoures mâles. Les appels d'avertissement attirent les femelles dans les aires d'accouplement et annoncent aux autres mâles qu'un territoire donné est occupé. Ces appels sont propres à l'espèce et le répertoire de chaque espèce est limité. Les appels induisent également les préparatifs psychologiques et physiologiques à l'accouplement. Les appels de sortie informent un partenaire qu'une grenouille est inapte à la reproduction. Les appels de sortie sont émis par les femelles non réceptives lorsqu'un mâle tente l'amplexus et par des mâles identifiés par erreur comme femelles par d'autres mâles. Les appels de détresse ne sont pas associés à la reproduction ; n'importe quel sexe les produit en réponse à la douleur ou à la menace d'un prédateur. Les appels peuvent être suffisamment bruyants pour que le prédateur lâche prise. L'appel de détresse de la grenouille de la jungle Sud Américaine *Leptodactylus pentadactylus* est un cri aigu semblable à celui que pousse un chat en détresse.

L'appareil émetteur de sons des grenouilles comprend le larynx et les cordes vocales. Il est très développé chez les mâles, qui possèdent aussi un sac vocal. Chez la majorité des grenouilles, les sacs vocaux sont des diverticules de la paroi de la cavité buccale (Figure 19.18). L'air en provenance des poumons passe sur les cordes vocales et les cartilages du larynx, les faisant vibrer. Des muscles contrôlent la tension des cordes vocales et déterminent la fréquence du son émis. Les sacs vocaux jouent le rôle de structures de résonance et amplifient le volume du son.

L'émission de sons pour attirer les partenaires sexuels est particulièrement utile pour des organismes qui occupent des habitats largement dispersés et qui doivent se rassembler pour se reproduire. Parce que de nombreuses espèces de grenouilles convergent vers la même mare pour se reproduire, trouver le partenaire de sa propre espèce peut se révéler très difficile. Les vocalisations permettent de contourner cette difficulté.

## *Soins parentaux*

Les soins parentaux augmentent les chances de développement de n'importe quel œuf, mais réclament une grande dépense énergétique de la part des parents. La forme de soin la plus commune chez les amphibiens est la couvaison de l'œuf accroché à un parent. Les soins maternels sont assurés chez les espèces à fécondation interne (principalement les salamandres et les caecilies), alors que les soins paternels sont délivrés chez les espèces à fécondation externe (anoures de façon prédominante). Ils comprennent l'aération des œufs aquatiques, le nettoyage et/ou l'humidification des œufs terrestres, la protection des œufs contre le prédateur ou l'élimination d'œufs morts ou infectés.

Les œufs peuvent être transportés par un parent. Les femelles du genre *Pipa* les portent sur le dos. Deux espèces de *Rheobatrachus* furent découvertes en Australie, mais n'ont plus été trouvées à l'état sauvage depuis 1980 et sont maintenant supposées éteintes. Les femelles *Rheobatrachus* incubaient les têtards dans leur estomac (incubation gastrique) et les jeunes émergeaient de leur bouche (Figure 19.19) ! Malheureusement, on ne saura jamais si la femelle avalait les œufs fécondés et tout le développement se déroulait dans l'estomac ou si elle avalait les têtards. Durant l'incubation, l'estomac de la femelle s'élargissait pour remplir toute la cavité corporelle et la sécrétion enzymatique était stoppée. Viviparité et ovoviviparité caractérisent principalement le développement embryonnaire des salamandres et des caecilies.

## *Métamorphose*

La métamorphose est une série de changements abrupts structuraux, physiologiques et comportementaux qui transforment une larve en un adulte (dans les cas des amphibiens, il est plus exact de parler de juvéniles N. d. T.). Des conditions environnementales diverses, parmi lesquelles la densité de population et la disponibilité de la nourriture influencent le déclenchement de la métamorphose. Plus directement, toutefois, la métamorphose est sous le contrôle des neurosécrétions de l'hypothalamus, des hormones du lobe antérieur de la glande pituitaire (adénohypophyse) et de la glande thyroïde.

Les changements morphologiques qui accompagnent la métamorphose des caecilies et des salamandres sont assez mineurs. Les structures reproductrices se développent, les branchies sont perdues ainsi que la nageoire caudale (lorsqu'elle est présente). Chez les anoures, par contre, le passage du têtard à la petite grenouille est plus drastique (Figure 19.20). Pattes et poumons se développent, la queue est résorbée, la peau s'épaissit et des changements notables

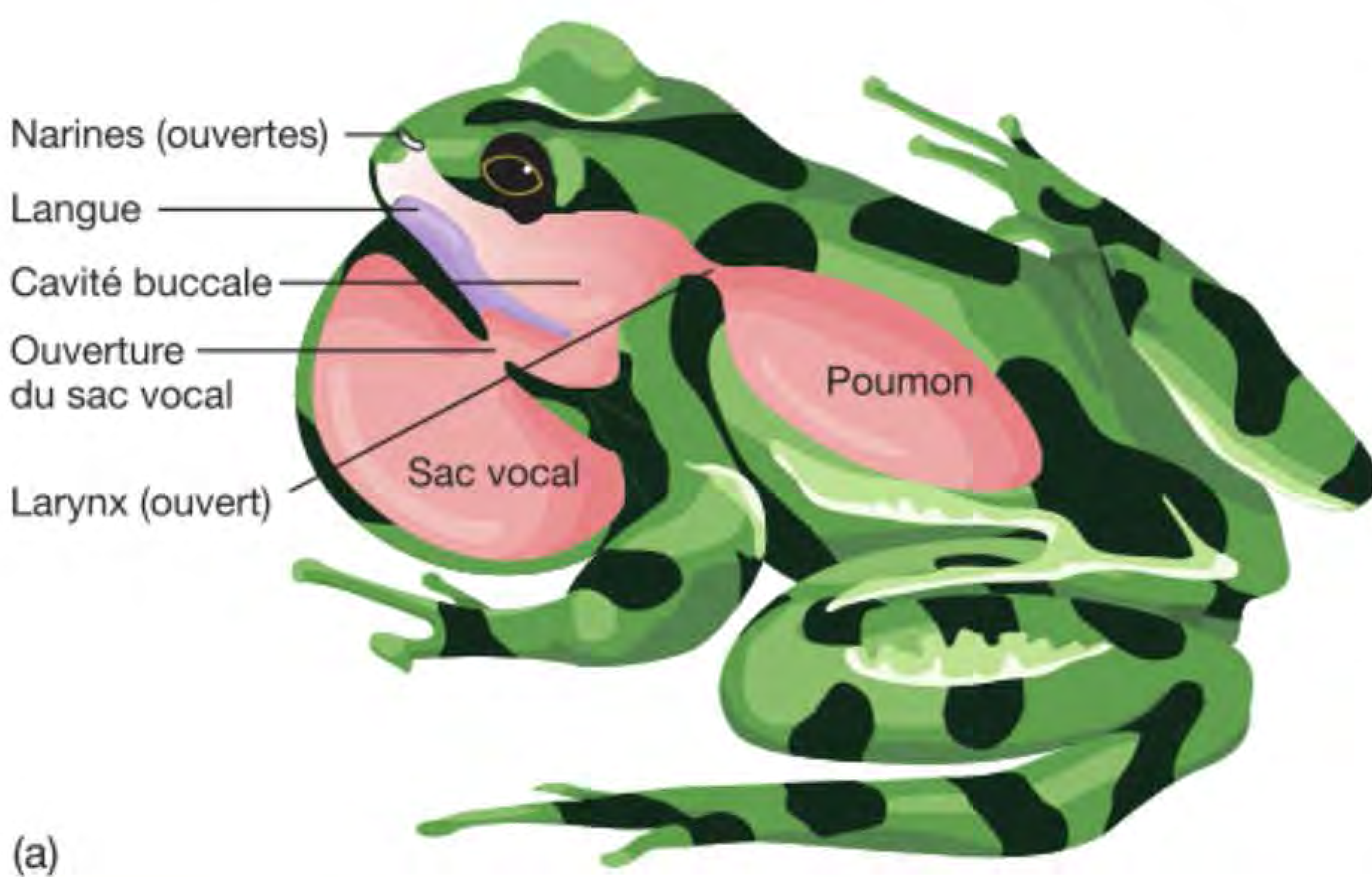






**FIGURE 19.18**

**Vocalisation de l'anoure.** (*a*) Représentation générale de l'appareil vocal d'un anoure. (*b*) Sac vocal gonflé du crapaud des Great Plains *Bufo cognatus*.



**FIGURE 19.19**

**Soin parental au jeune.** Femelle *Rheobatrachus* avec un jeune émergeant de sa bouche. Cette espèce de grenouille australienne n'a pas été observée à l'état sauvage depuis les années 1980 et est présumée éteinte.



(a) (b) (c) (d)

**FIGURE 19.20**

**Évènements de la métamorphose de la grenouille Californienne à pattes rouges *Rana temporaria*.** (*a*) Avant la métamorphose, la sécrétion de prolactine, contrôlée par l'hypothalamus et l'adénohypophyse, induit la croissance des structures larvaires. (*b-d*) Métamorphose. L'éminence médiane de l'hypothalamus se développe et initie la sécrétion de l'hormone de stimulation thyroïdienne (TSH). La TSH commence par inhiber l'émission de prolactine. Elle induit la sécrétion de grandes quantités de $T_4$ et $T_3$, qui induisent la croissance des membres, la résorption de la queue et les autres changements de la métamorphose, qui aboutissent à l'apparition d'un juvénile.

dans la tête et le tractus digestif (associés à un nouveau mode de nutrition) sont observables.

Les mécanismes de la métamorphose permettent d'interpréter la paedomorphose des amphibiens. Certaines salamandres sont paedomorphiques parce que leurs cellules ne répondent plus aux hormones thyroïdiennes alors que d'autres le sont parce qu'elles ne produisent pas les hormones de la métamorphose. Chez quelques familles de salamandres, la paedomorphose est la règle. Chez d'autres, elle est facultative, influencée par les conditions environnementales.

### Synthèse de la section 19.3

Les systèmes du corps des amphibiens montrent des adaptations associées à leur double vie dans l'eau et sur terre. La peau d'un amphibien est fine et glandulaire. Elle doit rester humide pour assurer ses fonctions dans la défense, les échanges gazeux, la régulation de la température et la régulation de l'eau. Le squelette de l'amphibien est modifié pour assurer flexibilité et support sur terre. Les amphibiens adultes sont carnivores. Le cœur de l'amphibien, avec son ventricule indivis, envoie le sang dans les artères carotides, pulmonaires et systémiques. La séparation des circuits pulmonaire et systémique n'est pas une nécessité, car les échanges gazeux se réalisent à travers les capillaires des poumons, la peau et les surfaces humides de la bouche et du pharynx. Vision et audition sont deux sens importants pour la recherche de nourriture, la reproduction et beaucoup d'autres fonctions. Les amphibiens excrètent de l'ammoniac, de l'acide urique et de l'urée. En eau douce, l'osmorégulation élimine l'eau en excès et conserve les ions. Sur terre, des processus comportementaux et physiologiques sont mis en jeu pour conserver l'eau. La reproduction implique une fécondation externe ou interne, un développement larvaire en milieux humides et une métamorphose en adulte. Vocalisation et comportement de cour sont souvent utilisés pour attirer les partenaires sexuels par les anoures qui pratiquent la fécondation externe. Chez les salamandres, les mâles attirent les femelles sur les spermatophores en utilisant des signaux visuels et chimiques.

***Quelle preuve la comparaison des systèmes circulatoires des amphibiens et des dipneustes (voir Figure 18.15) apporte-t-elle quant à l'origine sarcoptérygienne des amphibiens ?***

## 19.4 Amphibiens en péril

### Compétences à acquérir

1. Expliquer pourquoi les amphibiens sont particulièrement vulnérables face aux perturbations de l'environnement.
2. Estimer les mesures de conservation possibles susceptibles d'aider à préserver les populations d'amphibiens.

Les amphibiens disparaissent dans des proportions alarmantes – et personne ne sait exactement pourquoi. Le Global Amphibian Assessment estime qu'un tiers des quelque 6 000 espèces connues sont menacées d'extinction. Plus de 120 espèces ont disparu dans




# ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

## Le crapaud doré (*Bufo periglenes*)

### Statistiques vitales

**Classification :** Phylum des Chordés, classe des Amphibiens, ordre des Caudata, famille des Bufonidés.

**Localisation :** Forêt sous les nuages de Monteverde du Costa Rica

**Habitat :** Dans les feuilles tombées et la mousse de la forêt sous les nuages, à plus de 2 000 mètres au-dessus du niveau de la mer

**Nombre restant :** Probablement aucun

**Statut :** Eteint

### Histoire naturelle et statut

La plupart des Alertes sur la vie sauvage dans ce livre portent sur des espèces qui ont un statut d'espèce « menacée » ou « en danger ». Cette alerte concerne une espèce que l'on a plus vue à l'état sauvage depuis 1991. La disparition de cette espèce a été si importante qu'elle attirera l'attention sur le sort des amphibiens dans le monde.

Les crapauds dorés furent découverts en 1964. Les mâles ont une couleur dorée brillante (box Figure 19.1) et les femelles sont brun foncé avec des taches rouges bordées de jaune. Leur taille se situe entre 40 et 55 mm de long. Les crapauds dorés occupent un carré de quelques kilomètres dans la forêt sous les nuages de Monteverde au nord du Costa Rica à 2 000 mètres (box Figure 19.2). Ces crapauds passaient probablement la plus grande partie de l'année sous les feuilles tombées et dans la mousse. Ils étaient trouvés du mois d'avril au mois de juin (saison des pluies), pendant lesquels ils se rassemblaient dans les mares temporaires pour se livrer à une reproduction frénétique. Les mâles, plus nombreux que les femelles, ne pouvaient apparemment pas faire la distinction entre les sexes et l'espèce des partenaires sexuels potentiels. Souvent 4 à 10 individus tentaient l'amplexus, formant ce qui était appelé des « boules de crapauds ».



**FIGURE 19.1** Le crapaud doré (*Bufo periglenes*).



**FIGURE 19.2 La forêt sous les nuages de Monteverde préservée.** Cette forêt montagneuse est couverte de façon pratiquement constante par des nuages qui enveloppent la canopée des arbres. Les précipitations sont principalement sous la forme de gouttes de brouillard dont l'eau se condense sur les feuilles et s'écoule sur le sol forestier. La majeure partie du sous-bois de la forêt est peuplée de fougères et de mousse, habitat idéal pour le crapaud doré et d'autres amphibiens.

Les femelles de l'espèce répondaient à l'amplexus avec un frisson ou une vibration caractéristique qui permettaient d'identifier le sexe et l'espèce. Les accouplements réussis entraînaient l'émission d'environ 300 œufs. La vie des têtards, dont le développement se déroulait en cinq semaines, dépendait du maintien des mares temporaires. On connaît peu de choses concernant d'autres aspects de leur biologie.

Le changement climatique semblerait être la cause principale de la mort du crapaud doré. En 1986 et 1987, il y eut une grande sécheresse et des records de températures élevées qui asséchèrent les mares temporaires avant que les têtards n'aient pu devenir matures. Ces changements entraînèrent probablement aussi la destruction des habitats protégés de feuilles et de mousse où les adultes vivaient. Il est vraisemblable aussi que l'atmosphère chaude et sèche augmentèrent la susceptibilité des crapauds à la chytridomycose et à d'autres infections. La perte de l'habitat suite à la sécheresse a pu entraîner un encombrement des espaces de vie restants et une compétition. L'encombrement est un facteur qui favorise la transmission des pathologies entre crapauds. Dans les années plus récentes, les membres d'autres familles d'amphibiens qui partagèrent l'habitat des crapauds dorés tombèrent aussi en déclin – par exemple, la grenouille arlequin (*Atelopus varius*). L'habitat de la forêt sous les nuages de Monteverde du crapaud doré est en cours de protection en espérant qu'il y ait quelques survivants de cette espèce magnifique et fascinante.

les 25 dernières années. Une des raisons qui peut expliquer la sensibilité des amphibiens aux changements environnementaux tient à la double vie qu'ils mènent – sur terre et dans l'eau – et la finesse et la perméabilité de leur peau. Les polluants en suspension dans l'eau ou dans l'air pénètrent rapidement. Les stades du développement qui dépendent d'environnements humides sont rapidement tués par la dessiccation.

Des évènements locaux peuvent décimer les populations d'amphibiens. Les coupes dans les forêts permettent à la lumière d'atteindre le sol et d'assécher les habitats humides dont les amphibiens ont besoin. L'exploitation minière, le forage, les opérations industrielles et agricoles, l'expansion urbaine détruisent également les habitats. Les populations d'amphibiens sont en voie de disparition, sur de grandes aires de la terre et souvent dans des régions où des

dommages locaux n'ont pas été mis en évidence et ne peuvent être évoqués.

Deux causes semblent en être responsables. L'une d'elles est le champignon pathogène chytride *Batrachochytrium dendrobatidis*. La chytridiomycose a été impliquée dans les hécatombes locales et massives d'amphibiens survenues dans les deux Amériques, l'Australie, la Nouvelle-Zélande et l'Espagne. L'origine exacte de la mort n'a pas été définitivement établie. Le fait que le champignon affecte la peau, la rendant rugueuse et provoquant son ulcération, suggère une pathologie liée à l'altération des fonctions respiratoire et de régulation de l'eau. Le champignon peut aussi produire des toxines. Les chercheurs du Center for Disease Control ont la preuve que ce champignon est originaire de l'Afrique du Sud et qu'il a été introduit dans les autres régions par une espèce de grenouille non atteinte de la chytridomycose. La grenouille Africaine à griffes *Xenopus laevis* a été le vecteur supposé, car elle héberge le champignon en Afrique du Sud et a été transportée de partout dans le monde comme modèle biologique utilisé dans les laboratoires de recherche et comme animal d'aquarium. La seconde cause supposée du déclin des amphibiens est le changement climatique. Les mécanismes mis en jeu ne sont pas très clairs. Certaines études mettent certains changements physiologiques en relation avec des hivers doux. Des modifications du régime des précipitations interfèrent avec les processus de reproduction et de développement. Des variations climatiques induisent l'extension de la chytridomycose. L'élévation des températures et du nombre de « jours secs » dans les forêts montagneuses du CostaRica seraient les facteurs majeurs de l'extinction du crapaud doré (*Bufo periglenes*) (Alerte sur la vie sauvage, p. 348). En plus de ces deux causes, les radiations ultraviolettes (particulièrement les UV-B de longueurs d'ondes comprises entre 280 et 320 nm), les polluants, et les dépôts acides peuvent aussi contribuer aux extinctions d'amphibiens.

Une action de conservation urgente est nécessaire pour sauver les amphibiens de l'extinction. Différents efforts doivent être menés pour protéger les amphibiens. Des programmes de surveillance doivent être mis en place pour identifier les populations menacées et contrôler leur état de santé. Des lois doivent sanctionner le ramassage illicite et le transport. La conservation des zones humides protège les habitats fragiles des amphibiens. À long terme une législation sur les changements climatiques devra être sérieusement établie. À court terme, des groupes de conservation collectent des fonds pour les programmes d'élevage en captivité, et les zoos à travers le monde aident à préserver les centaines d'espèces d'amphibiens qui sont menacées d'extinction. Le sort des amphibiens a des implications qui vont au-delà de ce groupe de vertébrés. En raison de leur sensibilité aux changements de l'environnement, les amphibiens sont des indicateurs des écosystèmes – ils nous alertent sur les problèmes que rencontrent toutes les espèces menacées.

### Synthèse de la section 19.4

Les amphibiens sont particulièrement vulnérables face aux perturbations environnementales en raison de la double vie qu'ils mènent sur terre et dans l'eau et parce que leur peau est fine et perméable. Les changements climatiques et la pathogénicité d'un champignon chytride ont provoqué un déclin alarmant des populations. La conservation des zones humides, la surveillance des populations et des programmes d'élevage en captivité sont nécessaires pour aider à la survie des populations d'amphibiens.

***En quoi les amphibiens représentent-ils « un système d'alerte de l'environnement » ?***

## 19.5 Considérations phylogénétiques supplémentaires

### Compétence à acquérir

1. Décrire les trois séries de changements évolutifs dans le lignage sarcoptérygien qui ont permis la colonisation du milieu terrestre.

Dans le passé, le débat portait sur le fait de savoir si les trois ordres d'amphibiens actuels (Lissamphibiens) formaient ou non un groupe monophylétique. Des caractéristiques communes comme le complexe stapes/opercule, l'importance de la peau dans les échanges gazeux, les aspects structuraux du crâne et des dents, et des preuves d'ordre moléculaire ont convaincu la plupart des zoologistes que des liens étroits unissaient les membres de ce groupe. La nature exacte des relations à l'intérieur du groupe reste toutefois controversée. La Figure 19.3 propose une hypothèse parmi les nombreuses autres possibles.

Trois séries de changements évolutifs dans les lignages sarcoptérygiens ont assuré la transition vers le mouvement sur terre. Deux d'entre elles sont intervenues suffisamment tôt pour que tous les amphibiens en aient hérité. L'une a concerné les changements dans le squelette et les muscles autorisant une plus grande mobilité sur terre. Le second changement se situa au niveau du mécanisme de la mâchoire et de la mobilité de la tête permettant une exploitation efficace des insectes sur terre. Un arrangement des muscles de la mâchoire qui rendait les poissons tétrapodomorphes capables de mordre, saisir et tenir une proie devint une adaptation pour les premiers tétrapodes qui se nourrissaient d'insectes dans les environnements terrestres.

La troisième série de changements intervint dans le lignage amniote avec le développement d'un œuf résistant à la dessiccation. Bien que l'**œuf amniotique** ne soit pas complètement indépendant de l'eau, les membranes extra-embryonnaires qui se mettent en place au cours du développement protègent l'embryon de la dessiccation, assurent le stockage des déchets et sont impliquées dans les échanges gazeux. De plus, cet œuf est enveloppé d'une coquille coriace ou calcifiée protectrice, mais suffisamment poreuse pour favoriser les échanges gazeux avec le milieu. Beaucoup d'amphibiens, et même quelques poissons, déposent aussi des œufs qui résistent à la dessiccation. La structure particulière de l'œuf amniotique, toutefois, est un caractère important qui unifie reptiles, oiseaux et mammifères et fut une des clefs de la réussite de ce lignage (*voir Figure 19.3*).

### Synthèse de la section 19.5

Les changements évolutifs à l'intérieur du lignage des tétradopomorphes qui ont conduit à l'émergence de la vie sur terre ont concerné le squelette et les muscles afin d'assurer support et locomotion. D'autres changements ont intéressé le mécanisme de la mâchoire et le squelette du cou favorisant la prise de nourriture sur terre. L'évolution de l'œuf amniotique est associée à l'évolution des reptiles, oiseaux et mammifères.

***Pourquoi la connaissance du lignage sarcoptérygien est-elle si importante pour comprendre l'évolution animale ?***

## Résumé

**19.1 Perspective évolutive**

Les vertébrés terrestres sont appelés tétrapodes et ont émergé à partir des sarcoptérygiens. Les relations entre les groupes actuels et les groupes éteints sont controversées.

**19.2 Survol des Amphibiens**

L'ordre des Gymnophiones est représenté par les caecilies. Les caecilies sont des fouisseurs tropicaux à allure de vers. Ils pratiquent une fécondation interne et beaucoup sont vivipares.

Les membres de l'ordre des Urodèles (Caudata) sont les salamandres. Les salamandres sont largement réparties, pratiquent habituellement une fécondation interne, ont des larves aquatiques ou un développement direct.

Les grenouilles et les crapauds sont les membres de l'ordre des Anoures. Les Anoures sont dépourvus de queue et sont adaptés au saut et à la nage. La fécondation est externe ; les larves sont des têtards qui se métamorphosent.

**19.3 Pressions évolutives**

La peau des amphibiens, humide, assure les échanges gazeux, la régulation de l'eau et la protection.

Les systèmes squelettique et musculaire des amphibiens sont adaptés pour le mouvement sur terre.

Les amphibiens sont carnivores et capturent leurs proies à l'aide des mâchoires ou les saisissent avec leur langue.

Le système circulatoire des amphibiens est modifié pour s'adapter à la présence de poumons, aux échanges gazeux au niveau de la peau et la perte des branchies chez la plupart des adultes.

L'échange des gaz est cutané, buccopharyngé et pulmonaire.

Une pompe buccale accomplit la ventilation pulmonaire. Quelques amphibiens ont des branchies à l'état adulte.

Les récepteurs sensoriels des amphibiens, particulièrement l'œil et l'oreille, sont adaptés pour fonctionner sur terre.

Les amphibiens excrètent de l'ammoniac ou de l'urée. L'élimination de l'excès d'eau en milieu aquatique, la conservation de l'eau en milieu aérien sont les rôles qu'assurent les reins, la peau et le comportement de l'amphibien.

Les modalités de la reproduction des amphibiens sont diverses. La fécondation et le développement sont externes pour beaucoup d'entre eux. D'autres ont une fécondation et un développement internes. Le comportement de cour, les vocalisations, les soins parentaux sont fréquents chez certains amphibiens. Les systèmes nerveux et endocrinien contrôlent la métamorphose.

**19.4 Amphibiens en péril**

La destruction locale de l'habitat, la maladie, le changement climatique, et d'autres causes inconnues sont à l'origine d'une réduction alarmante des populations d'amphibiens dans le monde.

**19.5 Considérations phylogénétiques supplémentaires**

Un œuf résistant à la sécheresse a évolué dans le lignage amniote, lequel est représenté par les reptiles, les oiseaux et les mammifères.

## Questions de révision sur les concepts

1. Le groupe d'animaux qui ne contient que les amphibiens actuels porte le nom de
   a. Stégocéphales.
   b. Tétrapodes.
   c. Lissamphibiens.
   d. Amniotes.
2. L'ordre des ________________ comprend les salamandres.
   a. Urodèles (Caudata)
   b. Anoures
   c. Gymnophiones
3. L'ordre des ______________ comprend les grenouilles et les crapauds
   a. Urodèles (Caudata)
   b. Anoures
   c. Gymnophiones
4. La plupart des membres de cet ordre ont une fécondation interne sans copulation et quelques-uns sont paedomorphiques.
   a. Urodèles (Caudata)
   b. Anoures
   c. Gymnophiones
5. Les amphibiens adultes sont carnivores, se nourrissant d'invertébrés divers et, dans quelques cas, de petits vertébrés. Toutes les larves d'amphibiens ont pour nourriture des invertébrés aquatiques.
   a. Vrai
   b. Faux

## Questions d'analyse et d'application

1. Quelles sont les adaptations à la vie terrestre des systèmes squelettique et musculaire des amphibiens sur terre ?
2. Pourquoi la séparation des sangs oxygéné et désoxygéné dans le cœur n'est-elle pas aussi importante chez les amphibiens que chez les autres vertébrés terrestres ?
3. Expliquez comment la peau des amphibiens intervient dans la régulation de la température, la protection, les échanges gazeux et la régulation de l'eau. Dans quelles circonstances le refroidissement pourrait-il interférer avec la régulation de l'eau ?
4. De quelles façons les vocalisations pourraient-elles avoir influencé l'évolution de cet ordre ?
5. Quelles étapes doivent être prises pour sauver les amphibiens en péril ? Citez certaines actions que vous pourriez entreprendre.



# 20

# Reptiles : amniotes diapsides non aviaires

## Plan du chapitre



## 20.1 Perspective évolutive

### Compétences à acquérir

1. Justifier l'affirmation selon laquelle « l'œuf amniotique crée les conditions qui permettent le développement possible hors d'un environnement aquatique ».
2. Comparer la taxonomie des amniotes avant et après l'application des méthodes cladistiques.

Les amphibiens, même s'ils s'aventurent sur terre, sont habituellement associés aux environnements humides. Leur peau humide qui fonctionne dans les échanges gazeux et la régulation de l'eau ainsi que leurs stades de développement les maintiennent étroitement liés aux habitats humides. Au cours du carbonifère vers 350 millions d'années (*voir intérieur de la couverture arrière*) les liens avec les habitats aquatiques se sont rompus avec l'apparition du lignage amniotique. Les **Amniotes** (L. *amnion*, membrane autour d'un fœtus) constituent un lignage monophylétique qui comprend les animaux appartenant aux classes traditionnellement désignées comme Reptilia (les reptiles, Chapitre 20), Aves (les oiseaux, Chapitre 21) et Mammalia (les mammifères, Chapitre 22). Ce lignage est caractérisé par la présence d'**œufs amniotiques** (Figure 20.1). Les œufs amniotiques ont des membranes extraembryonnaires qui protègent l'embryon de la dessiccation, amortissent les chocs, favorisent les échanges gazeux et stockent les déchets (Figure 20.2). Les œufs amniotiques des reptiles et des oiseaux sont enveloppés dans des coques coriaces ou des coquilles dures qui protègent l'embryon en cours de développement et renferment de l'albumen qui procure de l'humidité et apporte des nutriments, et du jaune (vitellus N. d. T.) qui fournit le supplément de nourriture à l'embryon. Tous ces traits sont des adaptations qui favorisent le développement sur terre. (L'œuf amniotique n'est pas, toutefois, le seul type d'œuf sur terre ; certains arthropodes, amphibiens et même quelques poissons produisent des œufs à développement aérien). L'œuf amniotique est la synapomorphie principale qui distingue les reptiles, les oiseaux et les mammifères des autres vertébrés. Même si l'œuf amniotique a joué un rôle important dans l'invasion reptilienne des habitats terrestres, ce n'est qu'une des nombreuses adaptations qui ont permis aux membres de ce groupe d'être florissants sur terre. Les autres adaptations décrites dans ce chapitre sont une peau imperméable, des griffes cornées pour le creusement et la locomotion, des reins qui assurent la conservation de l'eau et des poumons élargis. Les reptiles ont aussi perdu le système de la ligne latérale des poissons et des amphibiens.

### Interprétation cladistique du lignage des Amniotes

La Figure 20.3 propose une interprétation de la phylogénie des amniotes. Dans celle-ci les mammifères sont plus étroitement apparentés aux amniotes ancestraux. Les autres taxa forment un groupe monophylétique au sein des Amniota. Les règles de l'analyse cladistique stipulent que tous les descendants de l'ancêtre commun le plus récent doivent être inclus dans un taxon particulier (*voir Chapitre 7*). Appliquer cette règle implique inclure les oiseaux (Aves) et leurs proches parents, les dinosaures, dans le clade des reptiles. Il y a peu de doute



**FIGURE 20.1**

**Classe des Reptiles.** Les membres de la classe des reptiles possèdent des œufs amniotiques, qui se développent indépendamment de la présence d'eau stagnante ou courante. De nombreuses autres adaptations ont permis aux membres de cette classe d'être florissants sur terre. Le caméléon tapis (*Chamaeleo lateralis*) est montré ici. Il est originaire des habitats arboricoles de Madagascar.

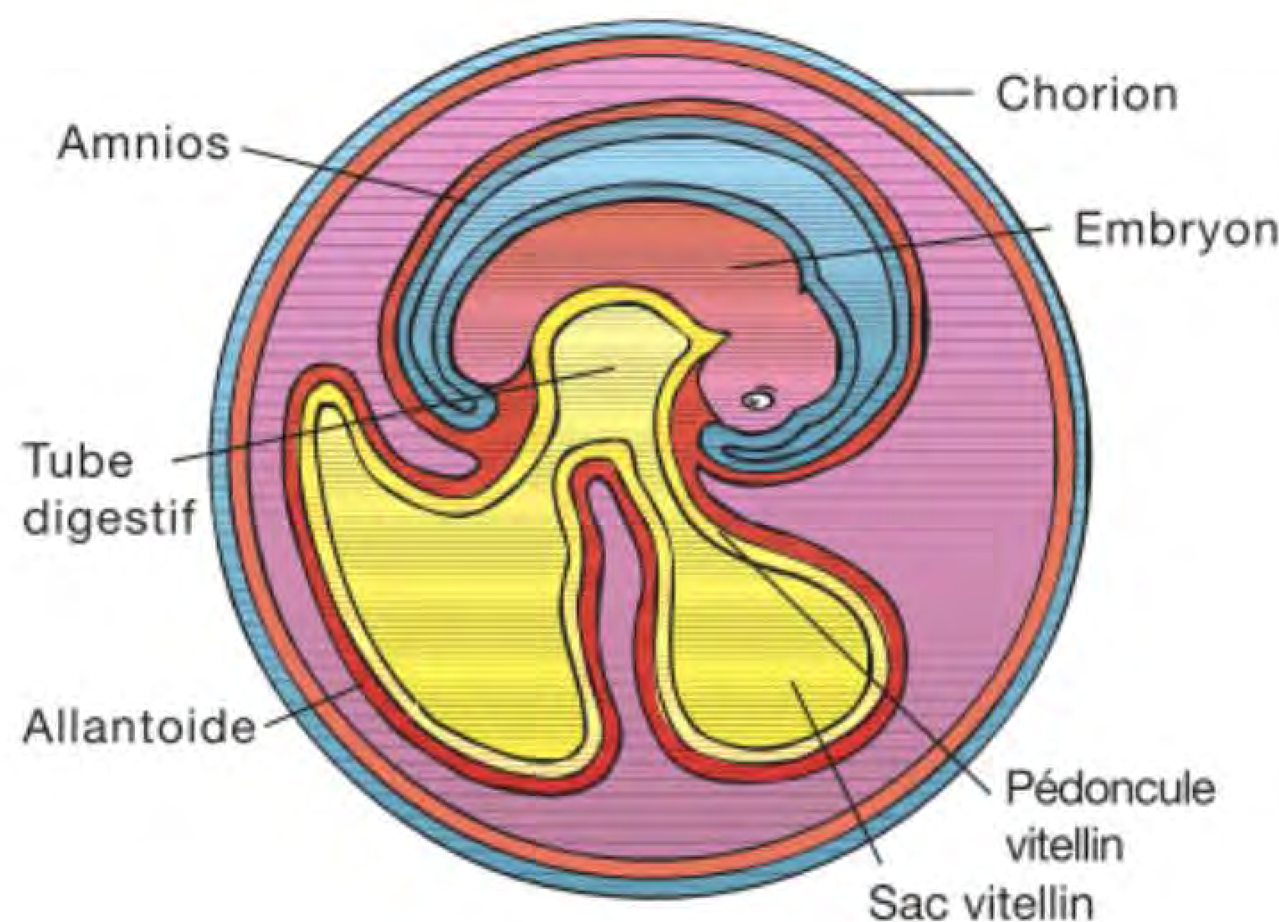



**FIGURE 20.2**

**L'œuf amniotique.** L'œuf amniotique présente une série de membranes extraembryonnaires (annexes extraembryonnaires N. d. T.) qui protègent l'embryon de la dessiccation. Chez les reptiles, les oiseaux et un groupe de mammifères (les monotrèmes ou protothériens N. d. T.) l'œuf est enfermé dans une coquille (non représentée). L'embryon se développe à la surface du vitellus. L'amnios enferme l'embryon dans un sac rempli de liquide et le protège contre les chocs et la dessiccation. Le chorion est proche de la coquille, devient très vascularisé et participe aux échanges gazeux. L'allantoïde est un diverticule ventral du tube digestif qui stocke les déchets azotés (l'acide urique par exemple).

dans l'esprit de la plupart des zoologistes que le fait de partager certaines caractéristiques comme un seul condyle occipital sur le crâne (point d'attachement au crâne de la première vertèbre cervicale), un seul ossicule dans l'oreille moyenne, la structure de la mâchoire inférieure, et des douzaines d'autres caractères morphologiques ainsi que des arguments moléculaires convaincants soit une garantie suffisante pour placer les oiseaux dans le lignage reptilien. Dans ce livre, ces relations sont reconnues dans le sens où la distinction est faite entre des « reptiles aviaires » représentés par les oiseaux et des « reptiles non aviaires » rassemblant tous les autres reptiles, terminologie qui

**TABLEAU 20.1**
**CLASSIFICATION DES REPTILES NON AVIAIRES ACTUELS**

**Classe des Reptiles***
Peau sèche avec écailles épidermiques ; crâne pourvu d'un point d'articulation avec la colonne vertébrale (condyle occipital) ; respiration pulmonaire ; reins métanéphrétiques ; fécondation interne ; œufs amniotiques.

**Ordre des Testudines ou Chéloniens**
Dents absentes chez les adultes et remplacées par un bec corné ; corps court et large ; carapace composée d'une dossière dorsale et d'un plastron ventral. Tortues.

**Ordre des Crocodiliens**
Corps allongé, musculaire et latéralement comprimé ; langue non protrusible ; septum intraventriculaire complet. Crocodiles, alligators, caïmans, gavials.

**Ordre des Sphénodontiens ou Rhynchocéphales**
Comprend des reptiles très primitifs, à allure de lézards ; œil pariétal bien développé. Deux espèces qui survivent en Nouvelle-zélande. Tuataras.

**Ordre des Squamates**
Reconnaissables par des caractères spécifiques du crâne et des mâchoires (arc temporal réduit ou absent et os carré mobile ou secondairement fixé) ; le groupe de reptiles vivants qui a connu le plus grand succès et qui est le plus divers. Serpents, lézards et lézards-vers (amphisbènes).

* La classe des Reptiles, tel qu'elle est présentée ici est un groupe paraphylétique. Pour être monophylétique la totalité du lignage reptilien devrait être pris en compte donc inclure les oiseaux (Aves).

devient de plus en plus populaire parmi les zoologistes. Il est toutefois impossible d'ignorer le regroupement traditionnel des reptiles non aviaires et des reptiles aviaires dans des classes séparées (Reptilia et Aves respectivement) avec, comme conséquence, de faire des reptiles un ensemble paraphylétique. En partie par respect pour cette tradition et en partie pour faciliter la présentation des reptiles, les reptiles non aviaires sont traités dans le Chapitre 20 et les autres le sont dans le Chapitre 21. La classification traditionnelle des reptiles non aviaires actuels est détaillée dans le Tableau 20.1.

## Évolution précoce des amniotes et structure du crâne

Bien que les registres fossiles de beaucoup d'amniotes soient abondants, il reste encore beaucoup à apprendre sur leurs origines. Les relations entre les nombreuses lignées éteintes sont particulièrement controversées. La radiation adaptative des premiers amniotes débute à la fin du Carbonifère et au début du Permien (*voir intérieur de la page de couverture arrière*). Cette période coïncide avec la radiation adaptative des insectes terrestres, les proies principales des premiers amniotes.

Les fossiles d'amniotes les plus anciens révèlent la divergence entre deux lignées. L'une, celle des Synapsides (Gr. *syn*, avec + *hapsis*, arc), conduit aux mammifères et l'autre à tous les reptiles (le lignage incluant les oiseaux). Le terme « Synapside » fait référence à une structure crânienne à une seule ouverture (fenêtre) présente dans la région temporale (postérolatérale) (Figure 20.4*a*). Cette ouverture facilite l'insertion de la musculature de la mâchoire. Cette lignée sera traitée plus loin dans le Chapitre 22.

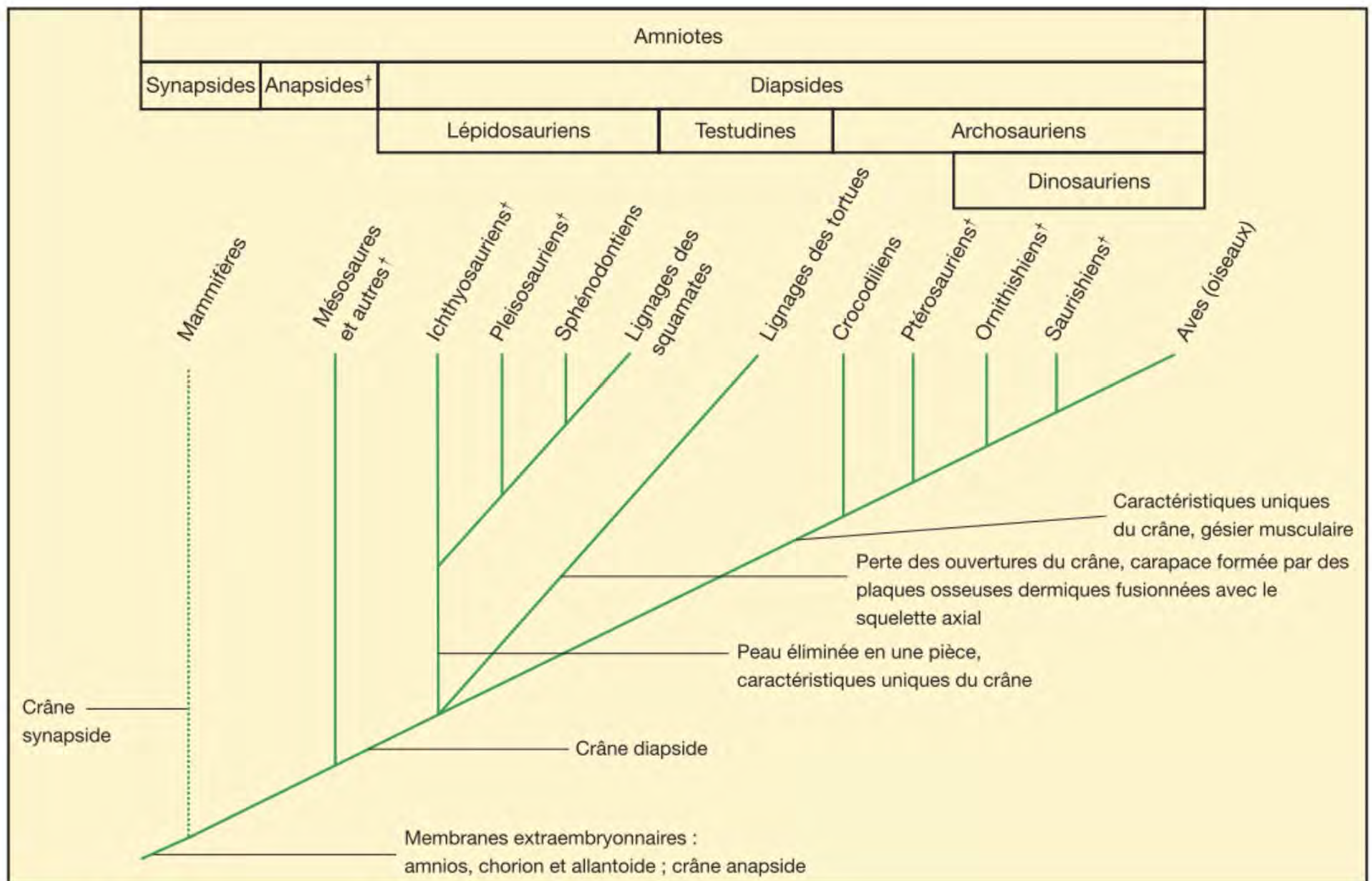



**FIGURE 20.3**

**Phylogénie des Amniotes.** Ce cladogramme propose une interprétation de la phylogénie des amniotes. Les relations phylogénétiques entre les amniotes sont controversées. Des arguments moléculaires convaincants suggèrent que les mammifères (Synapsides) sont étroitement apparentés aux amniotes ancestraux. Ce lignage est positionné en pointillés. Tous les autres groupes (Anapsides et diapsides incluant les oiseaux) font partie du lignage reptilien, représenté en traits pleins. La classification traditionnelle qui exclut les oiseaux des reptiles n'est pas valide car elle crée des groupements paraphylétiques. Dans l'interprétation choisie ici, les tortues sont placées dans les Diapsides. C'est encore controversé, mais des arguments moléculaires sont en faveur de cette interprétation. Si cette interprétation est exacte, l'absence de fenêtres temporales est un caractère dérivé et la ressemblance des crânes de tortues à ceux des anciens anapsides serait le résultat d'une convergence évolutive. Les synapomorphies utilisées pour distinguer les taxa inférieurs portent sur des caractéristiques techniques du squelette (crâne généralement) et ne sont pas mentionnées. Les dagues désignent les groupes éteints. De nombreux autres taxa éteints ne sont pas portés sur l'arbre.

L'ancêtre commun de la lignée synapside et des premiers reptiles avait un crâne anapside (Figure 20.4*b*). Les anapsides (Gr. *an*, sans) avaient un crâne dépourvu de fenêtre dans la région temporale. Les tortues sont anapsides et ont été traditionnellement placées dans cette lignée. Des preuves moléculaires récentes suggèrent toutefois qu'elles sont plus étroitement apparentées aux autres reptiles que ce que l'on avait initialement pensé. Ce point de vue est de plus en plus admis par les zoologistes et, s'il s'avère exact, la condition anapside des tortues est une acquisition secondaire qui correspond à un cas de convergence évolutive. Cela signifie que les fenêtres dans le crâne des ancêtres chéloniens auraient été perdues lors de l'évolution et que le lignage anapside ne comprendrait aucun représentant vivant (*voir Figure 20.3*).

Tous les reptiles actuels sont membres des Diapsides (Gr. *di*, deux). Leur crâne a deux fenêtres temporales, une supérieure et une inférieure (Figure 20.4*c*). De nombreuses lignées diapsides maintenant éteintes ne sont pas représentées dans la Figure 20.3. Les diapsides actuels sont les Lépidosauriens (serpents, lézards et tuataras ou sphénodons) et les Archosauriens (crocodiles et les oiseaux, leurs parents les plus proches). Noter que dans la Figure 20.3 les Archosauriens comprennent également les dinosaures et que les oiseaux sont inclus dans les Dinosauria. Ce lignage sera discuté plus loin dans le Chapitre 21. Comme mentionné précédemment, les tortues sont aussi membres des Diapsides et constitueraient une troisième lignée renfermant les représentants actuels. Cette lignée est appelée Testudines – le nom de classe traditionnel des tortues.

## Synthèse de la section 20.1

L'œuf amniotique est la synapomorphie majeure qui distingue reptiles, oiseaux et mammifères des autres vertébrés. Ces membranes extraembryonnaires protègent l'embryon durant le développement dans les environnements terrestres. Les taxonomies précédentes répartissaient les reptiles, les oiseaux et les mammifères dans des classes séparées. Les analyses cladistiques modernes révèlent que les Amniotes constituent un groupe monophylétique. Les méthodes

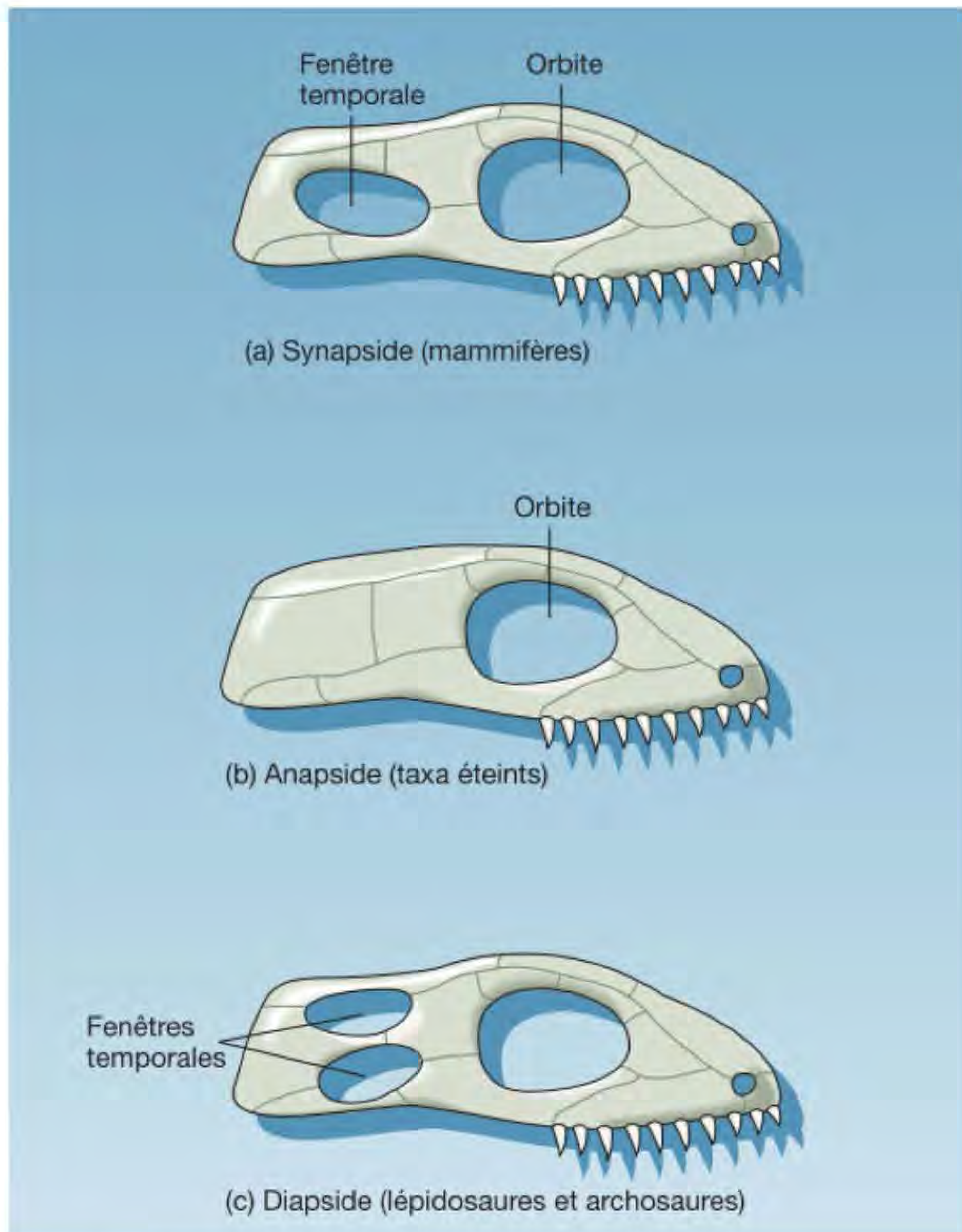



**FIGURE 20.4**

**Caractéristiques du crâne des Amniotes.** Les amniotes sont classés en fonction des caractéristiques du crâne et de l'attachement des muscles à la mâchoire. (*a*) Les crânes synapsides ont une seule ouverture temporale et caractérisent le lignage des amniotes qui conduit aux mammifères. (*b*) Les crânes anapsides sont dépourvus de fenêtre temporale. Ils sont caractéristiques de reptiles ancestraux éteints. (*c*) Les crânes diapsides ont deux ouvertures temporales. Ils caractérisent les lézards, serpents, amphibènes, le tuatara et les oiseaux.

de la cladistique montrent qu'oiseaux, tortues, alligators, lézards et sphénodons sont les membres du lignage reptilien. Les reptiles ont des crânes diapsides avec des ouvertures supérieure et inférieure de leur région temporale.

***En plus de l'œuf amniotique, quelles sont les caractéristiques qui lient entre eux les oiseaux et les autres reptiles ?***

# 20.2 Survol des Reptiles

## Compétences à acquérir

1. Décrire les caractéristiques des reptiles non aviaires.
2. Comparer les caractéristiques des membres appartenant aux ordres des Testudines et des Crocodiliens.
3. Justifier le regroupement des serpents et des lézards dans l'ordre des Squamates.

Les reptiles sont caractérisés par un crâne muni d'une surface d'articulation (condyle) avec la première vertèbre du cou, une respiration pulmonaire, des reins métanéphriques (métanéphros), une fécondation interne et des œufs amniotiques. Les reptiles ont aussi une peau sèche avec des écailles épidermiques kératinisées. La **kératine** est une protéine résistante trouvée dans les structures épidermiques dérivées (les phanères N. d. T.) des amniotes. Elle est protectrice, et, quand elle est chimiquement liée aux phospholipides, empêche les pertes d'eau au niveau des surfaces corporelles. Les membres des trois des quatre ordres décrits ici vivent dans tous les continents à l'exception de l'Antarctique. Toutefois, les reptiles ne sont des éléments dominants des grands écosystèmes que dans les régions tropicales et subtropicales. Il y a 17 ordres de reptiles, mais beaucoup sont éteints. Les quatre ordres qui renferment les formes actuelles sont décrits ci-après (*voir Tableau 20.1*).

## Ordre des Testudines (Chéloniens, Tortues)

Les membres de l'ordre des Testudines (L. *testudo*, tortue) sont les tortues. Les 300 espèces que compte approximativement cet ordre sont caractérisées par une carapace osseuse, des pattes qui s'articulent en position interne par rapport aux côtes et un bec kératinisé plutôt que des dents. La région dorsale de la **carapace** porte le nom de dossière (N. d. T) et résulte de la fusion des vertèbres, des côtes allongées et des plaques osseuses du derme de la peau. La région ventrale est le **plastron**. Il est formé par les os de la ceinture pectorale et les plaques osseuses du derme. Dossière et plastron sont recouverts par des écailles cornées soudées (Figure 20.5). Chez quelques tortues, comme la tortue-boîte d'Amérique du Nord (*Terrapene*), la carapace a des zones flexibles ou charnières qui permettent aux bords antérieur et postérieur de se soulever. Elles obturent les ouvertures de la carapace lorsque la tortue se retire à l'intérieur. Les tortues ont huit vertèbres cervicales qui s'articulent selon une configuration en S, ce qui permet à la tête de se rétracter dans la carapace.

Les tortues ont une longue durée de vie. La plupart d'entre elles atteignent la maturité sexuelle au bout de 7 à 8 ans et vivent jusqu'à 14 ans ou plus. Les grandes tortues, comme celles des îles Galapagos, peuvent vivre près de 100 ans (*voir Figure 4.3*). Toutes les tortues sont ovipares. Les femelles utilisent leurs pattes postérieures pour creuser des nids dans le sol. Elles y déposent les œufs en couvées de 5 à 100 qu'elles recouvrent de terre. Le développement se déroule de quatre semaines à un an et le parent ne s'occupe pas des œufs durant ce temps. Les jeunes éclos sont indépendants des parents.

Dans les dernières années, des programmes de conservation des tortues ont été lancés. Le rythme lent de la croissance et la longueur de la vie juvénile rendent les tortues vulnérables et menacées d'extinction face à des taux de mortalité élevés. La chasse des tortues ainsi que la prédation des jeunes et des œufs dans les nids par les chiens et d'autres animaux ont sévèrement menacé beaucoup d'espèces. Les tortues de mer, d'eau douce et terrestres sont soumises à un risque équivalent (Alerte sur la vie sauvage, p. 364). La préservation des tortues terrestres et d'eau douce est compliquée par certaines pratiques culturelles qui les utilisent pour la nourriture et la médecine. Celle des tortues de mer l'est aussi en raison de leur répartition sur des milliers de kilomètres carrés d'océan de telle sorte que les aires de protection incluent des eaux qui sont sous la juridiction de plusieurs nations (Figure 20.6).

## Ordre des Crocodiliens

L'ordre des Crocodiliens (Gr. *krokodeilos*, lézard) comprend 21 espèces. Avec les dinosaures (incluant les oiseaux), les crocodiliens

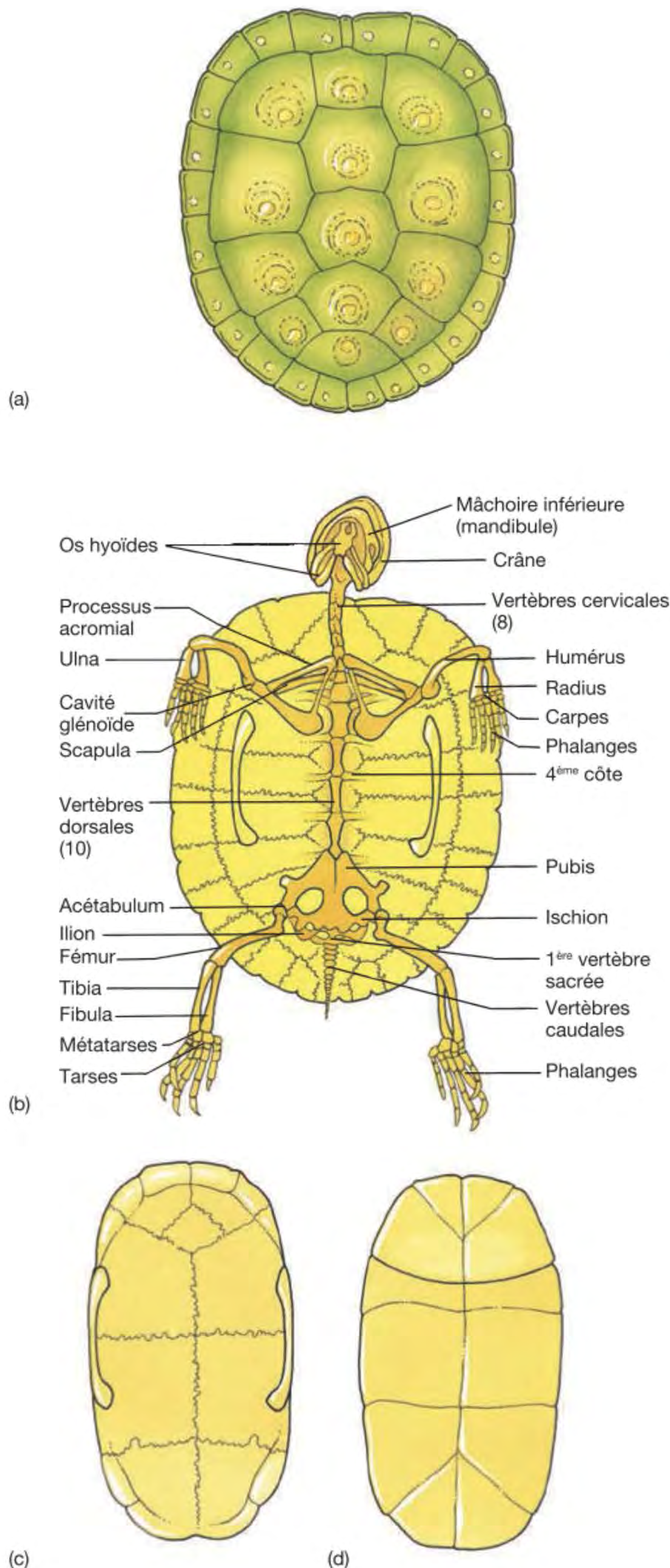



**FIGURE 20.5**

**Squelette d'une tortue.** (*a*) Vue dorsale de la carapace. (*b*) Vue ventrale de la carapace et du squelette appendiculaire. La kératine (écailles cornées) recouvre la carapace qui est composée de vertèbres fusionnées, de côtes et de plaques osseuses dermiques. (*c*) Vue dorsale du plastron. (*d*) Vue ventrale du plastron. Le plastron est formé par les plaques osseuses et les os de la ceinture pelvienne. Il est aussi recouvert de kératine.



**FIGURE 20.6**

**Ordre des Testudines (Chéloniens).** Les tortues marines vertes (*Chelonia mydas*) nichent tous les deux à quatre ans et migrent sur de longues distances vers les plages de nidification et d'éclosion des Caraïbes et de l'Océan Atlantique Sud.

dérivent des archosaures et se distinguent des autres reptiles par certaines caractéristiques du crâne : des ouvertures en avant des yeux, des orbites triangulaires plutôt que circulaires, et des dents comprimées latéralement. Les crocodiliens actuels comprennent les alligators, les crocodiles, les gavials et les caïmans (*voir Figure 20.1*).

Les crocodiles n'ont pas beaucoup changé depuis leur apparition, il y a environ 170 millions d'années. Le museau est allongé et souvent utilisé pour la capture des proies par un mouvement de balayage latéral de la tête. Les narines sont situées à l'extrémité du museau de telle sorte que l'animal peut inhaler l'air lorsqu'il est en grande partie submergé. L'air est conduit vers l'arrière-bouche, puis la gorge et une pièce de tissu derrière la langue forme un joint étanche à l'eau (un clapet) qui permet de respirer sans inhaler l'eau dans la bouche. Une plaque osseuse, appelée le palatin secondaire, évolue chez les archosaures et sépare les voies nasale et buccale. La queue musculeuse, allongée et latéralement comprimée, est utilisée pour la nage, les manœuvres offensive et défensive et l'attaque des proies. Les dents sont uniquement utilisées pour saisir les proies. La nourriture est engloutie en entier, mais si une proie est trop grande, le crocodile la tient fermement par l'un de ses membres et la tourne et retourne dans un mouvement frénétique jusqu'à ce qu'elle soit disloquée. Les crocodiles engloutissent également des cailloux ou d'autres objets qu'ils utilisent comme abrasifs pour couper la nourriture ingérée. Les crocodiles sont ovipares et prodiguent des soins aux jeunes éclos de manière assez comparable à ceux des oiseaux. Le comportement de nidation et les soins parentaux sont des traits qui doivent remonter à l'ancêtre commun de ces deux groupes.

## Ordre des Sphénodontiens

Les deux espèces survivantes de l'ordre des Sphénodontiens (Gr. *sphen*, *coin* + *odontos*, dents) (ou Rhynchocéphales) sont les tuataras (nom donné par les Maoris N. d. T) ou sphénodons (*Sphenodon punctatus* et *S. guntheri*) (Figure 20.7). Ces reptiles qui, superficiellement, ressemblent à des lézards, n'ont pratiquement pas changé depuis les formes apparentées éteintes qui étaient présentes au début de l'ère Mésozoïque, il y a à peu près 200 mya. Le mode



**FIGURE 20.7**
Ordre de Rhynchocéphales (Sphénodontiens). Le tuatara (*Sphenodon punctatus*).

de fixation des dents et leur structure distinguent les tuataras des autres reptiles. Deux rangées de dents sur la mâchoire supérieure et une seule sur la mâchoire inférieure produisent une morsure qui peut décapiter un petit oiseau. Initialement largement distribués en Nouvelle-Zélande, l'influence de l'homme et des animaux domestiques les a décimés. Ils sont maintenant confinés sur le littoral de quelques îlots rocheux et sont protégés par des lois. Ils partagent des terriers souterrains avec des oiseaux de mer nichant sur le sol. Ils s'aventurent hors des terriers au crépuscule pour se nourrir d'insectes et, éventuellement, de petits vertébrés.

## Ordre des Squamates

L'ordre des Squamates (L. *squama*, écaille + *ata*, porter) est divisé en deux sous-ordres. Les ancêtres de ces deux sous-ordres ont dérivé du lignage lépidosaurien il y a environ 150 millions d'années et ont divergé en de nombreuses formes modernes. Les membres de cet ordre sont uniques dans le sens où ils possèdent des os carrés mobiles et d'autres modifications du crâne qui augmentent sa flexibilité. Cette capacité porte le nom de **cinétisme crânien**. La mobilité du crâne et des mâchoires est d'une aide précieuse dans la prise de la nourriture. Chez les serpents l'os carré est allongé et très mobile ce qui leur permet d'engloutir de grandes proies. (De façon intéressante, l'os carré des mammifères est incorporé dans l'oreille moyenne et forme l'osselet médian connu sous le nom de incus (*voir Figure 24.22*). Les deux autres osselets de l'oreille moyenne dérivent, de façon similaire, d'os du crâne apparus en premier chez les poissons primitifs).

### *Sous-ordre des Sauriens – Les lézards*

Le sous-ordre des Sauriens (Gr. *sauro*, lézard) comprend environ 4 500 espèces de lézards. Contrairement aux serpents, les lézards ont généralement deux paires de pattes et les hémimâchoires supérieures et inférieures sont soudées antérieurement. Les quelques lézards qui sont dépourvus de pattes ont toutefois des rudiments de ceinture pectorale et de sternum. Les lézards ont une longueur qui varie de quelques centimètres à plus de trois mètres. Beaucoup de lézards vivent sur des substrats de surface, mais se retirent sous les rochers ou les troncs d'arbres lorsque cela est nécessaire. D'autres sont des fouisseurs ou sont arboricoles. La plupart des lézards sont ovipares ; quelques-uns sont ovovivipares ou vivipares. Ils déposent généralement leurs œufs sous les rochers, dans les débris ou dans des terriers.

Les geckos, communément trouvés sur les murs dans les habitations humaines des régions semitropicales, sont courts et vigoureux. Ils sont nocturnes et, contrairement à la plupart des lézards, sont capables d'émettre des vocalisations. Leurs yeux volumineux, dont la pupille se rétrécit en une fente étroite le jour et se dilate largement la nuit, sont adaptés à la vision nocturne. Des disques adhésifs sous les doigts favorisent la fixation aux arbres et aux murs.

Les Iguanes ont un corps robuste, un cou court et une tête distincte. Ce groupe comprend les iguanes marins des îles Galapagos et les dragons volants (*Draco*) de l'Asie du Sud-Est. Ce dernier a des replis latéraux de la peau soutenus par des côtes. Comme les côtes d'une ombrelle, elles peuvent se détendre et former une surface glissante de vol. Quand le lézard s'élance d'un arbre, il peut planer sur 30 m ou plus !

Un autre groupe d'iguanidés, les caméléons, vivent principalement en Afrique et en Inde. Les caméléons sont adaptés à la vie arboricole et utilisent leur langue, longue et collante pour capturer les insectes. *Anolis*, ou le « caméléon animal-magasin » est aussi un iguanidé, mais n'est pas un vrai caméléon. Les caméléons et *Anolis* sont bien connus pour leur faculté de changer de couleur en réponse à une illumination, à la température ou à leur état comportemental.

Les seuls lézards venimeux sont le monstre de Gila (*Heloderma suspectum*) (Figure 20.8) et le lézard perlé Mexicain (*Heloderma horridum*). Ces lézards à corps lourd sont natifs du sud-ouest de l'Amérique du Nord. Le venin est libéré dans des sillons creusés à la surface des dents et introduits dans la proie alors que le lézard mâche. Les morsures de lézard sont rarement fatales pour l'homme.

Il y a environ 135 espèces d'amphisbènes (Gr. *amphi*, double + *baen*, marcher). Ils sont appelés lézards – vers et sont des fouisseurs spécialisés qui vivent dans les sols d'Afrique, d'Amérique du Sud, des Antilles et du Moyen-Orient (Figure 20.9). La plupart sont dépourvus de pattes et leur crâne est en forme de coin ou de pelle. Une dent médiane unique dans la mâchoire supérieure distingue les amphisbènes de tous les autres vertébrés. Elle forme une pince avec les deux dents de la mâchoire inférieure. La peau des amphisbènes est plissée en anneaux et est lâchement attachée au corps. La contraction des muscles provoque un télescopage des anneaux et un renflement du corps qui assure un ancrage contre les bords du sillon creusé. Les amphisbènes se déplacent aisément vers l'avant ou vers l'arrière – d'où le nom du groupe. Ils se nourrissent de vers et de petits insectes et sont ovipares.




### *Sous-ordre des Ophidiens – Les serpents*

Le sous-ordre des serpents (L. *serpere*, ramper) compte à peu près 2 900 espèces. Bien que la plupart des serpents ne soient pas dangereux pour l'homme, 300 espèces environ sont venimeuses. Dans le monde, près de 30 000 personnes meurent chaque année suite aux morsures de serpents. La plupart des décès sont dans l'Asie du Sud-est. Aux États-Unis, le nombre de personnes tuées est de 9 à 15, en raison des moyens mis en œuvre et de la rapidité des secours.

Les serpents sont de forme allongée et dépourvus de membres, bien que des rudiments de ceinture pelvienne et d'appendices soient présents chez les pythons et les boas. Le squelette peut être composé de plus de 200 vertèbres et paires de côtes. Les articulations entre les vertèbres rendent le corps très flexible. Des adaptations du crâne facilitent l'engloutissement de proies de grande taille. Parmi elles il faut citer la mobilité de la mâchoire supérieure par rapport au crâne



**FIGURE 20.8**

**Ordre des Squamates.** Le monstre de Gila (*Heloderma suspectum*) est un lézard venimeux du Sud-Ouest de l'Amérique du Nord.



**FIGURE 20.9**

**Ordre des Squamates.** Un amphisbénien « lézard ver » (*Amphisbaenia alba*), parfois appelé serpent à deux têtes.

et le fait que les deux hémimandibules ne sont pas soudées à leur extrémité antérieure pouvant être ainsi indépendantes dans leurs mouvements. Les autres différences entre les lézards et les serpents concernent le mécanisme de la mise au point ou accommodation visuelle et la morphologie de la rétine. L'allongement du corps et son étroitesse ont pour conséquences la réduction ou la perte du poumon gauche et le déplacement de la vésicule biliaire, du rein droit et, souvent, des gonades. Dans leur grande majorité, les serpents sont ovipares, mais un certain nombre, comme les vipères du Nouveau Monde, des boas et des cobras donnent naissance à des juvéniles.

Les zoologistes débattent sur l'origine évolutive des serpents. Les premiers fossiles ont été découverts dans des gisements datant du Crétacé à 135 millions d'années. Certains pensent que les premiers serpents étaient des fouisseurs. La perte des appendices et les changements dans la structure des yeux pourraient être des adaptations similaires à celles décrites chez les caecilies (*voir Figure 19.6*). D'autres suggèrent que la perte des membres est une adaptation à un mode de vie aquatique ou à un habitat à végétation dense et enchevêtrée. Les fossiles d'un serpent primitif (90 millions d'années) d'Australie sont en faveur de la seconde hypothèse. Ces serpents étaient de grande taille et ne présentaient pas les adaptations à la vie fouisseuse.

### Synthèse de la section 20.2

Les reptiles non aviaires sont caractérisés par un crâne à un condyle, des poumons, des métanéphros, une fécondation interne, des œufs amniotiques et des écailles épidermiques kératinisées. Les tortues sont membres de l'ordre des Testudines ou Chéloniens. Elles possèdent une carapace osseuse et un bec kératinisé. Les crocodiles et les alligators sont membres de l'ordre des Crocodiliens. Ils ont des caractéristiques crâniennes uniques avec, notamment, des orbites de forme triangulaire et des dents comprimées latéralement. Les tuataras sont membres de l'ordre des Sphénodontiens. Ce sont des reptiles primitifs à allure de lézards caractérisés par la structure et le mode d'attachement de leurs dents. Lézards et serpents appartiennent à l'ordre des squamates et sont caractérisés par un crâne cinétique. Les lézards (sous-ordre des Sauriens) ont deux paires de membres et les hémimâchoires supérieure et inférieure sont soudées antérieurement. Les serpents (sous-ordre des Serpentes ou Ophidiens) sont allongés et dépourvus de membres ; les hémimâchoires supérieure et inférieure ne sont pas soudées antérieurement, mais lâchement reliées l'une à l'autre. Ce sont des adaptations qui facilitent l'ingurgitation de proies volumineuses.

***Comment expliqueriez-vous le fait que les serpents, lézards et amphisbènes, qui sont à première vue très différents quant à leur morphologie et leur écologie, soient membres du même ordre ?***

## 20.3 Pressions évolutives

### Compétences à acquérir

1. Décrire les fonctions de la peau des reptiles.
2. Comparer le mécanisme de prise de nourriture des serpents à celui des autres reptiles.
3. Comparer la biologie de la reproduction des crocodiles à celle des autres reptiles.

Les modes de vie de la plupart des reptiles révèlent de façon saisissante des adaptations au milieu terrestre. Par exemple, un lézard commun des déserts du sud-ouest des États-Unis – le chuckwalla (*Sauromalus obesus*) – survit à la fin de l'été quand les températures sont supérieures à 40 °C (104 °F) et que les conditions arides flétrissent les plantes et les fleurs dont il se nourrit (Fig. 20.10). Pour résister à ces conditions de chaleur et de sécheresse, les chuckwallas disparaissent sous terre et estivent. Durant l'hiver, les températures sont modérées, mais les pluies étant rares la vie à la surface est encore impossible. Le sommeil d'été se poursuit en sommeil d'hiver. Le chuckwalla n'émerge pas avant le mois de mars, période où les pluies sont abondantes et le désert éclate de verdure et de fleurs. Le chuckwalla broute et boit, stockant de grandes réserves d'eau sous sa peau. Le chuckwalla n'est pas une proie facile. Menacé, il se réfugie dans le creux du rocher le plus proche. Là, il remplit ses poumons d'air, augmente de volume et se cale contre les parois de son refuge. Le frottement de ses écailles contre le rocher le rend pratiquement indélogeable.

Les adaptations des chuckwallas ne sont pas exceptionnelles parmi les reptiles. Cette section en présente quelques-unes qui leur permettent de vivre même en l'absence d'une fourniture en eau importante.



**FIGURE 20.10**

**Chuckwalla (*Sauromalus obesus*).** Beaucoup de reptiles, comme ce chuckwalla, présente un certain nombre d'adaptations qui leur permettent de mener une vie indépendante de l'eau.

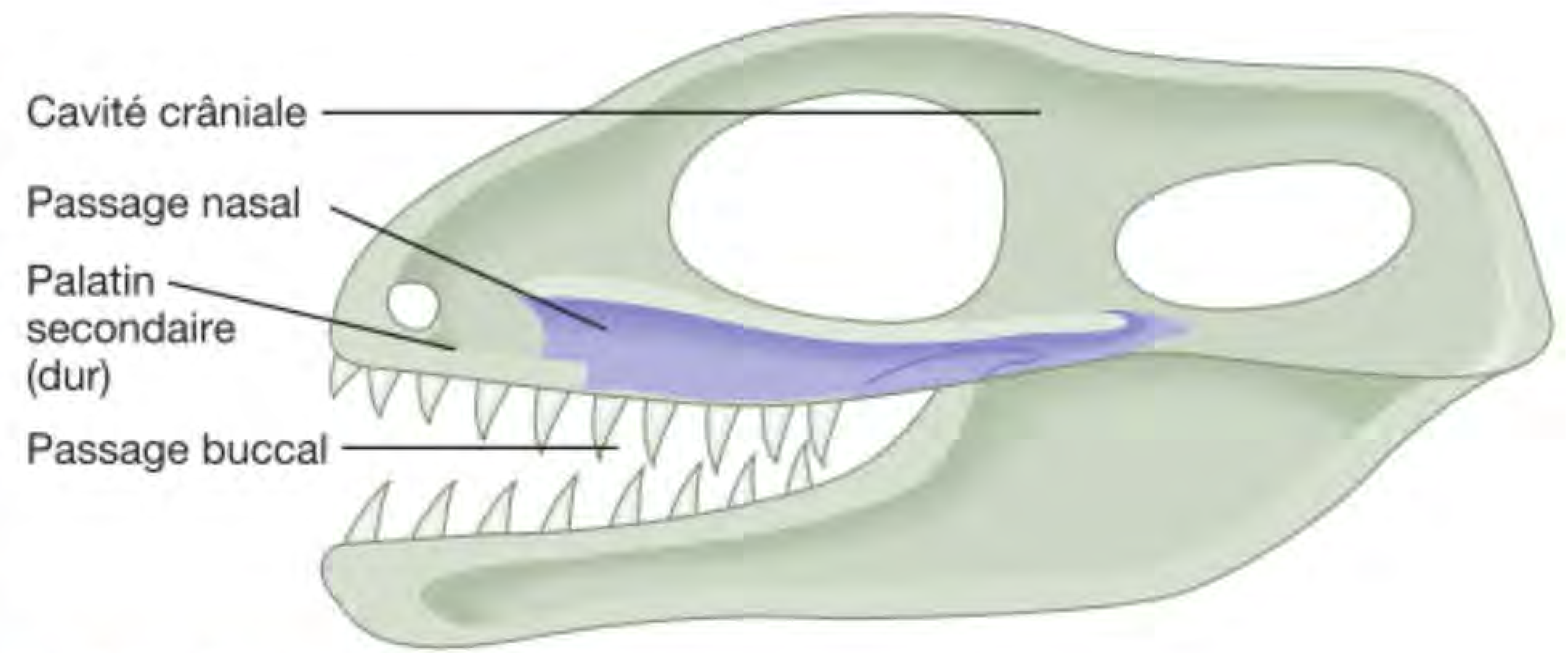



**FIGURE 20.11**

**Palatin secondaire.** Section sagittale du crâne d'un reptile synapside montrant le palatin secondaire qui sépare les cavités nasale et buccale. L'extension des os du crâne antérieur forme la partie antérieure du palatin secondaire (le palatin dur). La peau et les tissus conjonctifs lâches forment la partie postérieure du second palatin (palatin mou).

## Structure externe et locomotion

Contrairement à celle des amphibiens, la peau des reptiles n'a pas de fonction respiratoire. La peau des reptiles est épaisse, sèche et kératinisée. Les écailles peuvent être modifiées pour assurer différentes fonctions. Par exemple, les grandes écailles ventrales des serpents assurent le contact avec le substrat durant la locomotion. Bien que la peau des reptiles renferme moins d'éléments glandulaires que celle des amphibiens, elle produit des sécrétions, notamment des phéromones qui interviennent dans la reconnaissance des sexes et la défense.

Tous les reptiles éliminent périodiquement la couche épidermique externe selon un processus de mue ou ecdysis. (Le terme *ecdysis* est utilisé pour faire référence au mécanisme similaire, mais non apparenté déjà décrit chez les arthropodes, *voir Figure 14.5*). Parce que le sang qui alimente la peau ne s'étend pas dans l'épiderme les cellules de la couche externe, non irriguées meurent. Les mouvements de la lymphe détachent la couche externe de l'épiderme de la couche interne. La mue débute généralement dans la région de la tête et, chez les serpents et beaucoup de lézards, la couche épidermique est éliminée en une seule pièce. Chez d'autres lézards, l'élimination se fait par fragments. La fréquence des mues varie d'une espèce à l'autre et est plus élevée chez les jeunes que chez les adultes.

Les chromatophores des reptiles sont principalement localisés dans le derme et fonctionnent comme ceux des amphibiens. Coloration cryptique, mimicrie et coloration aposématique sont des phénomènes également connus chez les reptiles. La coloration du tégument et ses changements sont aussi mis en jeu dans la reconnaissance des partenaires sexuels et dans la thermorégulation.

### *Support et mouvement*

Les squelettes des serpents, des amphisbènes et des tortues présentent certaines modifications ; toutefois, dans son organisation générale, le squelette des reptiles est calqué sur celui hérité des ancêtres amphibiens. Le squelette est fortement ossifié pour assurer un plus grand support. Le crâne est plus long que celui des amphibiens et une plaque osseuse, le **palatin secondaire**, sépare partiellement les voies nasales de la cavité buccale (Figure 20.11). Comme cela a déjà été signalé, le palatin secondaire a évolué chez les archosaures, comme une adaptation leur permettant de respirer lorsque la bouche était pleine d'eau ou de nourriture. Cette structure est présente chez d'autres reptiles bien que moins développée. À l'allongement des museaux sont associés un développement important de l'épithélium olfactif et un rôle accru du sens du goût.

Les reptiles ont plus de vertèbres cervicales que les amphibiens. Les deux premières vertèbres cervicales (atlas et axis) permettent une plus grande liberté de mouvement de la tête. L'atlas s'articule avec l'unique condyle du crâne et facilite l'inclinaison de la tête. L'atlas est modifié et favorise les mouvements de rotation. Le nombre variable des autres vertèbres cervicales conditionne une flexibilité supplémentaire du cou.

Les côtes des reptiles peuvent être profondément modifiées. Celles des tortues et du dragon volant ont déjà été décrites. Les côtes des serpents ont des connexions musculaires avec les grandes écailles ventrales et participent à la locomotion. Les vertèbres cervicales des cobras ont des côtes cervicales qui sont relevées à l'horizontale en posture et signe d'agressivité.

Les vertèbres sacrées, au nombre de deux ou plus, attachent la ceinture pelvienne à la colonne vertébrale. Les vertèbres caudales de beaucoup de lézards ont une zone de fracture verticale. Quand les lézards sont pris par la queue, les vertèbres caudales peuvent se casser et le bout de queue est perdu. La perte de la queue ou **autotomie** est une adaptation qui permet au lézard d'échapper à un prédateur. Le lézard régénère ensuite la portion de queue manquante.

La locomotion des reptiles primitifs est comparable à celle des salamandres. Le corps est suspendu entre les appendices pairs et trapus qui s'étendent latéralement et se déplacent dans un plan horizontal. Les membres des autres reptiles sont plus allongés, pliés et tenus fermement au corps. Les articulations du coude et du genou sont tournées postérieurement ; le corps est ainsi soulevé et son poids est supporté verticalement. Beaucoup de reptiles préhistoriques étaient bipèdes c'est-à-dire utilisaient leurs seules pattes postérieures pour marcher. Ils avaient un pelvis étroit et une queue, longue et lourde qui assurait l'équilibre. La locomotion bipède libérait les membres antérieurs qui étaient adaptés à la capture des proies ou au vol chez certains animaux.

## Nutrition et système digestif

La plupart des reptiles sont carnivores, mais les tortues peuvent être herbivores, carnivores ou omnivores selon les espèces. La langue des tortues et des crocodiles n'est pas protusible et aide à l'engloutissement de la nourriture. Comme certains anoures, des lézards et les tuataras ont des langues collantes qui facilitent la capture des



**FIGURE 20.12**

**Ordre des squamates.** Un caméléon (*Chameleo chameleon*) capturant une proie avec sa langue. Noter la queue préhensile.



## Que savons-nous sur le venin des serpents ?

Le Dr Bryan Fry de l'Université de Melbourne en Australie a analysé les gènes codant pour plus de 24 sortes de venins. Il a conclu qu'ils provenaient de duplications d'un unique gène ancestral (*voir chapitre 5*). Le venin, apparemment, a évolué avant les crochets entre 60 et 80 millions d'années. Les protéines que renferment les venins proviennent de molécules ancestrales qui jouaient d'autres rôles dans les systèmes des animaux. Certains venins renferment une protéine apparentée à l'acétylcholinestérase, une enzyme qui aide au contrôle de la contraction musculaire (*voir Chapitre 23*). La molécule présente dans le venin de serpent provoque une paralysie flasque et des difficultés à respirer. Une autre protéine, la kallicréine, est libérée par certains leucocytes et entraîne des changements dans la pression sanguine au niveau des vaisseaux. La version venimeuse induit une baisse dangereuse de la pression sanguine. Ce travail non seulement donne un aperçu sur l'évolution des venins de serpents en général, mais surtout illustre, une fois de plus, l'aspect conservateur de l'évolution. Il est apparemment plus facile pour les évènements évolutifs de procéder en agissant sur, et en modifiant, des gènes existants que de partir de zéro.

Quel est le meilleur traitement de secours suite à une morsure par un serpent venimeux ? C'est de téléphoner et de transporter rapidement le patient vers une salle d'urgence. Les kits d'extraction de venin sont inefficaces. Ils extraient environ 0,04 % du venin. Actuellement, ils empirent les choses en augmentant les lésions des tissus. L'utilisation de glace ou de bandes de constriction est aussi déconseillée.

proies. L'extension de la langue des caméléons dépasse la longueur de leur corps.

Les adaptations certainement les plus remarquables des serpents concernent les modifications de leur crâne en relation avec la prise de nourriture. Les os du crâne et des mâchoires sont joints de façon lâche et peuvent ainsi s'écarter pour ingérer des proies souvent plus grandes que la taille normale de la tête du serpent (Figure 20.13*a*). Les os de la mâchoire supérieure sont mobiles par rapport au crâne, et des ligaments relient antérieurement les deux moitiés des mâchoires supérieure et inférieure. Chaque moitié peut ainsi, dans une certaine mesure, se déplacer indépendamment de l'autre. Une fois la proie capturée, les côtés opposés des deux mâchoires sont alternativement poussés vers l'avant et rétractés. Des dents qui pointent postérieurement empêchent la proie de s'échapper et aident à faire progresser la nourriture dans l'œsophage. La glotte, ouverture de l'appareil respiratoire, est située bien en avant de telle sorte que l'animal peut respirer en même temps qu'il engloutit lentement sa proie.

Les vipères (famille des Vipéridés) ont des crochets creux sur l'os maxillaire du bord antérieur de la mâchoire supérieure (Figure 20.13*b*). Ces crochets sont en relation avec des glandes



(a)

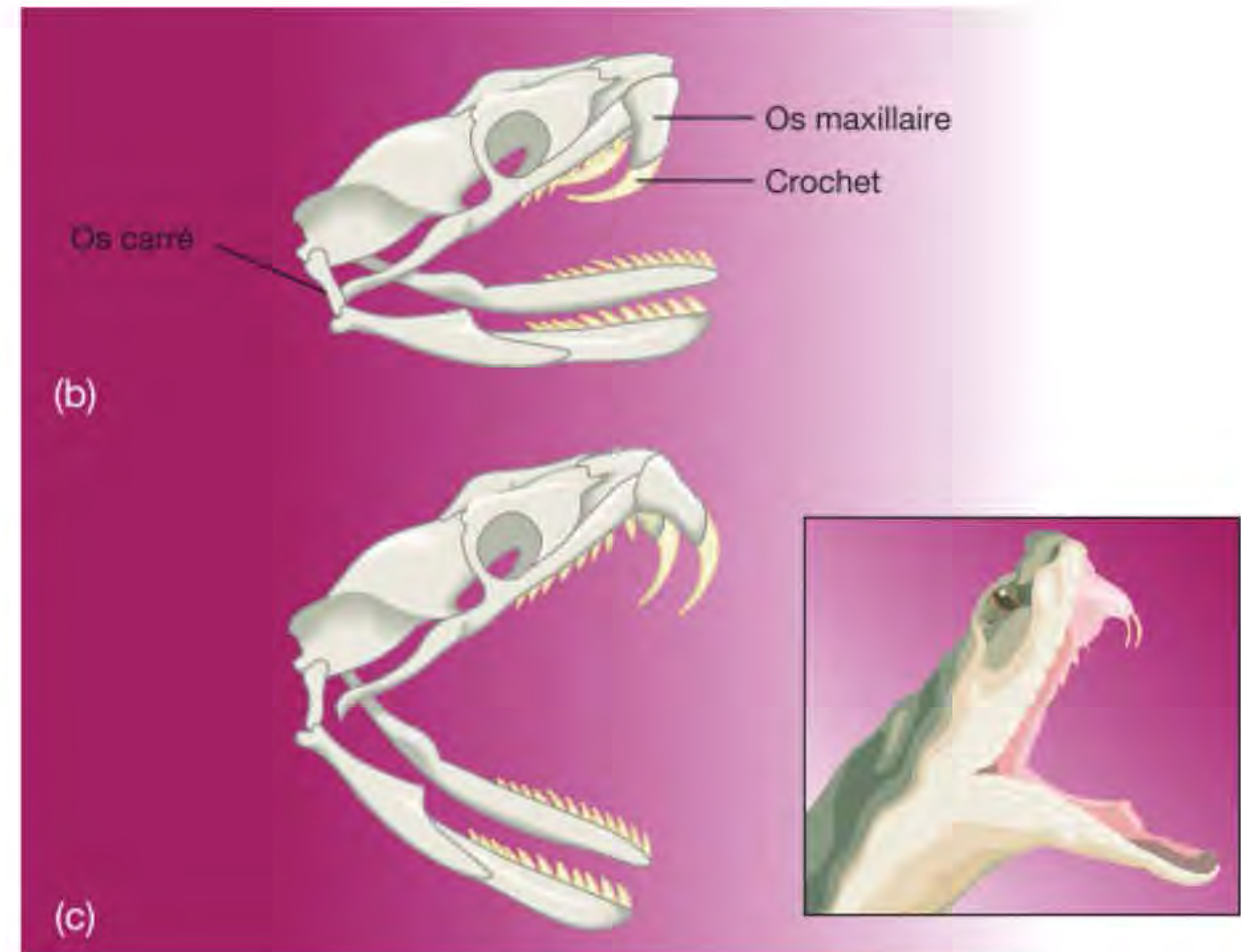



**FIGURE 20.13**

**Adaptations des serpents à la capture de la nourriture.** (*a*) Un serpent à tête cuivrée (*Ankistrodon*) ingérant une proie. Les articulations flexibles permettent aux os de se désolidariser durant la prise de nourriture. Noter l'organe en fossette juste en avant des yeux. (*b*) Le crâne d'une vipère. Le mécanisme de pivot de la mâchoire permet aux os supérieurs et inférieurs d'un côté de la mâchoire de glisser vers l'avant et l'arrière en alternance avec ceux de l'autre côté. Les dents courbées postérieurement tiennent la proie tandis qu'elle est entraînée vers l'œsophage. (*c*) Noter que l'os maxillaire, auquel est ancré le crochet, pivote vers l'avant lorsque la bouche s'ouvre. La mobilité du carré est une caractéristique propre à tous les squamates.

à venin qui injectent le venin quand la vipère mord. L'os maxillaire (os de la mâchoire supérieure) des vipères peut pivoter de telle sorte que lorsque la bouche du serpent est fermée, les crochets sont rabattus et disposés le long de la mâchoire supérieure. Quand la bouche s'ouvre, l'os maxillaire pivote et les crochets basculent (Figure 20.13*c*). Les crochets se projetant hors de la bouche, la vipère peut attaquer des objets de n'importe quelle taille. Les serpents à crochets postérieurs (famille des Colubridés) possèdent des dents arrière creusées d'un sillon. Chez ceux qui sont venimeux, le venin s'écoule dans les sillons et la proie est envenimée au cours de la déglutition. Ces serpents habituellement n'attaquent pas ; le boomslang africain (*Dispholidus typus*) toutefois, a causé mort d'hommes. Les serpents corail, les serpents de mer et les cobras ont des crochets fixés à la mâchoire supérieure en position érigée. Quand la bouche est fermée, les crochets sont logés dans une poche de la gencive de la mâchoire inférieure. Les crochets sont canaliculés ou creux et la contraction de muscles associés aux glandes provoque l'écoulement du venin et son injection dans la proie. Quelques cobras « crachent » le venin sur leur proie ; il peut causer la cécité si les yeux atteints ne sont pas lavés.

Les glandes à venin sont des glandes salivaires modifiées. Beaucoup de venins de serpents sont des mélanges de neurotoxines et d'hémotoxines. Les venins des serpents corail, des cobras et des serpents marins sont principalement des neurotoxines qui attaquent les centres nerveux et provoquent la paralysie respiratoire. Les venins des vipères sont surtout hémotoxiques. Ils rompent les hématies et attaquent la paroi des vaisseaux sanguins.



**Video**
**Serpent en train de manger**

## Circulation, échanges gazeux et régulation de la température

Le système circulatoire des reptiles est bâti sur celui des amphibiens. Les reptiles étant en moyenne plus grands que les amphibiens, leur sang doit progresser sous hautes pressions pour pouvoir atteindre les parties éloignées du corps. Pour prendre un exemple extrême, le sang du dinosaure *Brachiosaurus* doit parcourir une distance d'environ 6 m du cœur à la tête – principalement en montée !! (La pression sanguine d'une girafe est environ le double de celle de l'homme pour déplacer le sang sur deux mètres du cœur à la tête).

Comme les amphibiens, les reptiles ont un cœur à deux oreillettes complètement séparées chez l'adulte et auxquelles aboutissent des veines en provenance des poumons et du reste du corps. À l'exception des tortues, le sinus veineux n'est pas une chambre à part et se réduit à un groupe de cellules qui fonctionne comme pacemaker. Le ventricule de la plupart des reptiles est incomplètement divisé (Figure 20.14). (Chez les crocodiles seuls, le septum ventriculaire est complet). L'aorte ventrale et le cône artériel se divisent durant le développement et forment les trois artères principales qui quittent le cœur. L'artère pulmonaire part du côté ventral du ventricule et amène le sang aux poumons. Les deux artères systémiques émergent, l'une du côté ventral du cœur, l'autre du côté dorsal et envoient le sang vers la partie postérieure du corps et la tête.

Le sang à faible teneur en oxygène entre dans le cœur par l'oreillette droite, passe dans le ventricule et est conduit aux poumons. Le sang oxygéné, amené des poumons au cœur par les veines pulmonaires, passe de l'oreillette gauche au ventricule puis quitte le cœur par les artères systémiques gauche et droite. La séparation incomplète du ventricule permet de shunter en partie le circuit pulmonaire et d'engager le sang vers le circuit systémique suite à la contraction de muscles associés à l'artère pulmonaire. C'est un avantage pour des organismes qui respirent de façon intermittente. Quand les tortues se retirent à l'intérieur de leur carapace, la ventilation pulmonaire s'arrête. Elles ne respirent également pas en plongée. Durant ces périodes d'apnée le flux sanguin vers les poumons est réduit, ce qui conserve l'énergie et entraîne une utilisation plus efficace de l'apport pulmonaire d'oxygène.

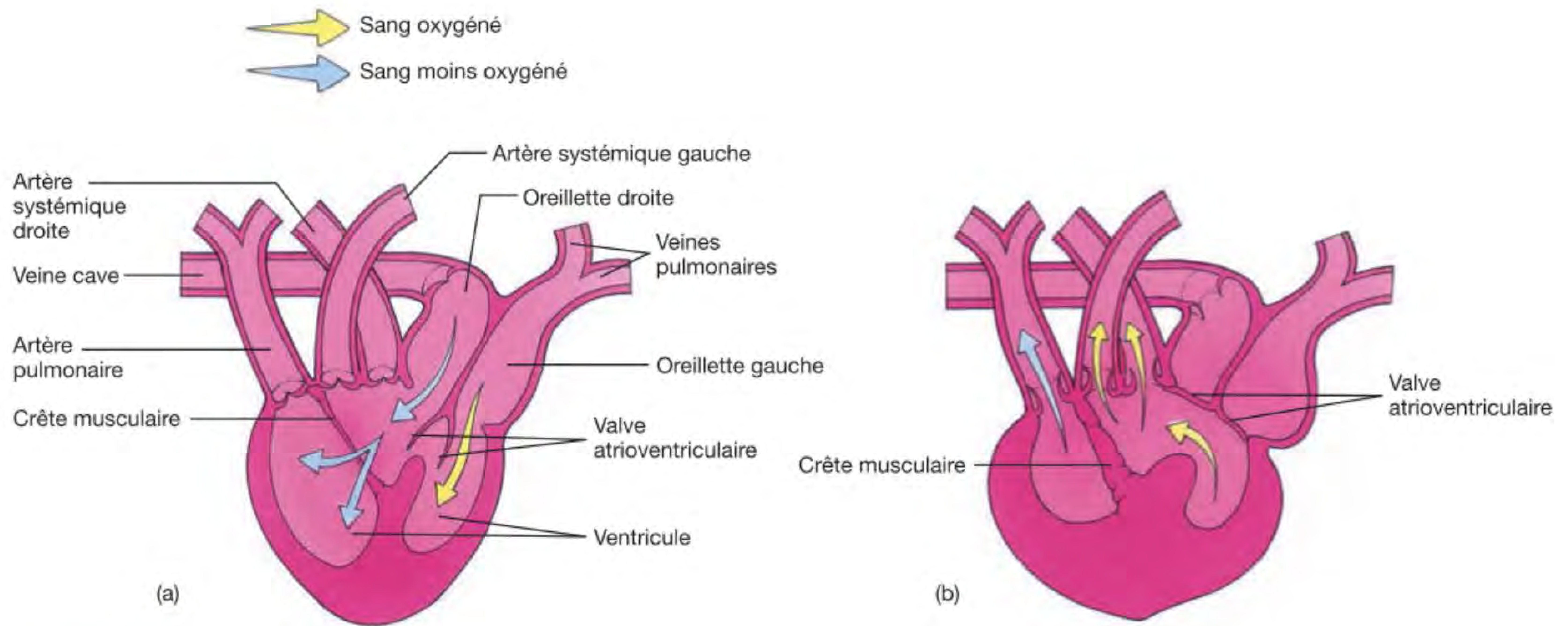



**FIGURE 20.14**

**Cœur et artères principales d'un lézard.** (*a*) Quand l'oreillette se contracte, le sang entre dans le ventricule. Une valve atrioventriculaire empêche le mélange des sangs oxygéné et moins oxygéné au niveau du ventricule incomplètement divisé. (*b*) Quand le ventricule se contracte, une crête musculaire se forme et dirige le sang hématosé vers les artères systémiques et le sang moins oxygéné vers l'artère pulmonaire. *Adapté avec la permission de N. Heisler JOURNAL OF EXPERIMENTAL BIOLOGY ; Vol 105, Figure 6, p. 29. Copyright 1983. The company of Biologists limited, Cambridge, UK. The Journal of Experimental Biology : jeb-biologist org.*

## *Échanges gazeux*

Les surfaces respiratoires au travers desquelles s'effectuent les échanges gazeux sont internes de manière à éviter la perte de grandes quantités d'eau. Un larynx est présent, mais, généralement, les cordes vocales sont absentes. Des cartilages supportent les voies de conduction de l'air et les poumons sont subdivisés en chambres interconnectées leur donnant un aspect spongieux. Les chambres offrent une grande surface pour les échanges.

Chez la plupart des reptiles, un mécanisme de pression négative est responsable de la ventilation pulmonaire. Le mouvement postérieur des côtes et de la paroi du corps élargit la cavité corporelle provoquant une dépression dans les poumons et entraînant l'appel d'air et leur remplissage. L'air est expulsé par la détente élastique des poumons et le mouvement vers l'avant des côtes et de la paroi du corps qui les compriment. Les côtes des tortues, soudées aux plaques dermiques osseuses, font partie de la carapace ; les mouvements précédemment décrits sont donc impossibles. Les tortues expirent en contractant des muscles qui déplacent les viscères vers l'avant en comprimant les poumons. Elles inspirent en contractant des muscles qui augmentent le volume de la cavité viscérale, créant ainsi une dépression ou pression négative à l'origine de l'appel d'air.

## *Régulation de la température*

Contrairement aux animaux aquatiques, les animaux terrestres peuvent faire face à des températures extrêmes (−65 à 70 °C) incompatibles avec la vie. La régulation de la température, en conséquence, est importante pour les animaux qui passent la totalité de leur vie hors de l'eau. La plupart des reptiles utilisent des sources externes de chaleur pour maintenir leur température interne et sont donc ectothermes. Les pythons femelles des Indes, toutefois, pendant la période de couvaison, utilisent la chaleur métabolique pour augmenter la température du corps. Elles s'enroulent autour des œufs et élèvent leur température corporelle de plus de 7,3 °C par rapport à la température de l'air en mettant à profit des sources de température internes, d'origine métabolique (elles thermorégulent, au sens strict du terme, comme le font les endothermes N. d. T.).

Certains reptiles peuvent survivre face à de larges fluctuations de la température (par exemple, de −2 à 41 °C pour quelques tortues). Pour soutenir l'activité, toutefois, les températures du corps doivent être maintenues dans une marge étroite, entre 25 et 37 °C. Dans le cas où c'est impossible, le reptile cherche une retraite, là où la température corporelle est susceptible de se situer dans les limites compatibles avec la vie.

Beaucoup d'activités thermorégulatrices des reptiles sont comportementales, et elles sont les mieux connues chez les lézards. Pour se réchauffer, un lézard s'oriente à angles droits par rapport aux rayons du soleil, souvent sur une surface inclinée vers le soleil et presse fortement son corps sur la surface chauffée pour absorber la chaleur par conduction. Pour se refroidir, le lézard se place parallèlement aux rayons du soleil, cherche l'ombre ou les creux ou adopte une position dressée (membres tendus et queue arquée) de manière à réduire la conduction à partir des surfaces chauffées. Dans les climats chauds, les reptiles mènent une vie nocturne.

De nombreux mécanismes physiologiques régulent aussi la température corporelle. Quand la température extérieure s'élève, certains reptiles commencent à haleter, perdant la chaleur par un mécanisme de refroidissement par évaporation. (Un tel mécanisme intervient peu au niveau de la peau des reptiles qui est sèche). Les Iguanes marins détournent le flux sanguin vers la peau tandis qu'ils se chauffent au soleil et se réchauffent ainsi rapidement. Lorsqu'ils plongent dans les eaux froides de l'océan, ils diminuent leur rythme cardiaque et le flux de sang vers la peau, ce qui réduit la perte de chaleur. Les chromatophores participent également à la régulation de la température. Des chromatophores dispersés (donc un corps assombri) favorisent l'absorption de chaleur.

Dans les régions tempérées, beaucoup de reptiles résistent aux températures hivernales en entrant en torpeur dès que la

température corporelle et le taux de métabolisme diminuent. Des individus qui sont normalement solitaires migrent vers un site commun, appelé hibernaculum, pour y passer l'hiver. La perte de chaleur individuelle dans les hibernacula est réduite, car la surface totale développée par une masse compacte d'individus est faible comparée à celle d'animaux séparés. Contrairement aux vrais hibernants, la température corporelle des reptiles en torpeur n'est pas régulée, et si l'hiver est trop froid ou la retraite trop exposée, les animaux peuvent geler et mourir. La congélation est une cause importante de mortalité pour les reptiles des régions tempérées.

## Fonctions nerveuse et sensorielle

Le cerveau des reptiles est similaire à celui de tous les autres vertébrés. Les hémisphères cérébraux sont toutefois plus volumineux que ceux des amphibiens. Cette augmentation de taille est à mettre en relation avec un perfectionnement de l'olfaction. Les lobes optiques et le cervelet sont également plus importants, ce qui reflète l'importance prise par la vision et un affinement de la coordination des fonctions musculaires.

La complexité des systèmes sensoriels reptiliens est illustrée par le caméléon et sa méthode de capture des proies. Ses yeux proéminents pivotent indépendamment et chacun a un champ visuel différent. Initialement le cerveau capte des images séparées, mais quand un insecte est repéré, les deux convergent vers la proie. La vision binoculaire donne une perception précise qui permet d'apprécier la distance et de déterminer si elle est en rapport avec la longueur de la langue (*voir Figure 20.12*).

La vision est le sens dominant pour la plupart des reptiles, et leurs yeux sont comparables à ceux des amphibiens (*voir Figure 19.15*). Les serpents font la mise au point sur des objets rapprochés en déplaçant le cristallin (lentille) vers l'avant. La contraction de l'iris fait pression sur le corps vitré gélifié localisé dans la région postérieure de l'œil et le déplacement du gel provoque celui de la lentille. Chez tous les autres reptiles, l'accommodation est assurée par une modification de la lentille qui, normalement de forme elliptique, devient bombée, sphérique, suite à l'action des muscles ciliaires et la pression exercée par le corps ciliaire. Les reptiles ont un plus grand nombre de cônes que les amphibiens et ont donc probablement une vision des couleurs plus développée.

Des paupières supérieure et inférieure, une membrane nictitante et un sinus sanguin protègent et nettoient la surface de l'œil. Chez les embryons des serpents et de certains lézards, les paupières supérieure et inférieure fusionnent pour former une fenêtre protectrice de peau transparente, appelée le spectacle. (Durant la mue, les couches externes du spectacle s'opacifient et empêchent la vision). Le sinus sanguin, qui est à la base de la membrane nictitante, se gonfle de sang et aide à regrouper les débris dans le coin de l'œil où ils sont éliminés. Les lézards cornus font gicler du sang de leurs yeux en rompant ce sinus dans une manœuvre de défense vis-à-vis de prédateurs effrayés.

Certains reptiles possèdent un **œil médian (pariétal)** qui se différencie à partir d'une excroissance du toit du cerveau antérieur (*voir Figure 24.30*). Chez le tuatara, il est pourvu d'un cristallin, d'un nerf et d'une rétine. Chez d'autres reptiles, il est moins développé. Les yeux pariétaux sont recouverts par la peau et ne peuvent probablement pas former des images. Ils sont capables, toutefois, de faire la distinction entre les périodes éclairées ou non et sont utilisés dans l'orientation par rapport au soleil.

La structure des oreilles reptiliennes varie. Celles des serpents détectent les vibrations du substrat. Elles sont dépourvues de cavité moyenne (cavité tympanique N. d. T.), de tube auditif et de membrane tympanique. Un os de la mâchoire s'articule avec le stapes et reçoit les vibrations du substrat. Les serpents peuvent aussi détecter les vibrations de l'air. Chez d'autres reptiles, une membrane tympanique est superficiellement ou au fond d'une petite dépression de la tête. L'oreille interne des reptiles est identique à celle des amphibiens.

L'olfaction est un sens plus développé chez les reptiles que chez les amphibiens. En plus du palatin secondaire qui offre une plus grande surface à l'épithélium olfactif, beaucoup de reptiles possèdent des poches aveugles qui s'ouvrent dans la cavité buccale, à travers le palatin secondaire. Ces poches, appelées **organes de Jacobson (organes voméronasaux)**, sont présentes chez les reptiles diapsides, mais sont toutefois plus développées chez les squamates. Les organes de Jacobson se forment chez les embryons des crocodiles, mais involuent et ne sont pas présents chez les adultes. Les anapsides (tortues) en sont dépourvus. Les langues protrusibles et fourchues des serpents et des lézards sont des organes olfactifs accessoires qui prélèvent les composés chimiques présents dans l'air. Une langue de serpent sort puis se rétracte jusqu'à l'organe de Jacobson qui perçoit les molécules odorantes. Les tuataras utilisent ces organes pour goûter les objets pris dans la bouche.

Les serpents à sonnettes (crotales) et les vipères à fossettes ont des **organes en fossettes (ou fossettes cutanées céphaliques N. d. T.)** sensibles à la chaleur et situées de chaque côté de la tête entre l'œil et la narine (*voir Figure 20.13a*). Ces dépressions sont tapissées par un épithélium sensoriel qui détecte les objets dont la température est différente de l'environnement. Les vipères à fossettes sont généralement nocturnes et les fossettes leur permettent de détecter les proies de petite taille à sang chaud.

Les tortues marines peuvent détecter le champ magnétique terrestre et utilisent cette propriété pour la navigation. Les tortues marines, comme la tortue verte (*voir Figure 20.6*), éclosent sur les plages de nidification, gagnent la mer et passent plusieurs années à nager dans les océans du monde. Les adultes d'une population de ces tortues se nourrissent près de la côte du Brésil, mais pondent 3 000 km plus loin sur la petite île de l'Ascension. Dix à quinze ans après l'éclosion, les tortues vertes retournent pondre sur leur plage d'éclosion. Non seulement elles doivent s'orienter en utilisant le champ magnétique terrestre, mais peuvent aussi apparemment faire la distinction entre les champs magnétiques des différentes localisations géographiques. Elles utilisent ces facultés pour trouver leur voie dans l'eau en tant que nouveau-nés et naviguer vers leur habitat en tant qu'adultes. Des particules magnétiques de magnétite ont été trouvées dans les cerveaux des tortues ainsi que des oiseaux, toutefois, le lien entre magnétite et navigation n'est pas encore nettement établi.

## Excrétion et osmorégulation

Les reins des embryons de reptiles sont similaires à ceux des poissons et des amphibiens. La vie sur terre, l'augmentation de la taille du corps et un métabolisme plus intense requièrent toutefois la différenciation de reins capables d'éliminer les déchets avec une perte d'eau minimale. Un rein pourvu d'un plus grand nombre d'unités de filtration du sang, ou néphrons, remplace donc le rein embryonnaire au cours du développement. Le rein fonctionnel des reptiles adultes est métanéphrétique (c'est un métanéphros alors que celui des amphibiens est un mésonéphros N. d. T.). Son fonctionnement dépend d'un système circulatoire qui délivre plus de sang sous hautes pressions de façon à ce que de grandes quantités soient filtrées.

La plupart des reptiles excrètent de l'acide urique. Il n'est pas toxique, est relativement insoluble dans l'eau et précipite dans le système excréteur. La vessie urinaire ou les parois du cloaque réabsorbent l'eau et l'acide urique peut être stocké sous une forme qui a la consistance d'une pâte. L'excrétion azotée sous forme d'acide urique rend possible le développement des embryons en environnement terrestre, car, en raison de sa non toxicité, il peut être concentré dans les membranes de l'œuf.

En plus de la réabsorption de l'eau par le système excréteur, l'internalisation des surfaces respiratoires et l'imperméabilité relative de celles qui sont exposées réduisent les pertes d'eau par évaporation. Les comportements qui aident à réguler la température participent aussi à la conservation de l'eau. La vie nocturne et le fait d'éviter les surfaces chauffées durant le jour en se terrant réduisent aussi les pertes d'eau. Quand l'eau est disponible, beaucoup de reptiles (les chuckwallas par exemple) la mettent en réserve dans les espaces lymphatiques sous-cutanés ou dans la vessie urinaire. Beaucoup de lézards possèdent des glandes à sel, sous les yeux, par lesquelles ils éliminent l'excès de sel du corps.

## Reproduction et développement

Les vertébrés n'ont pu devenir véritablement terrestres qu'à partir du moment où leur reproduction et le développement embryonnaire se sont totalement affranchis de l'eau stagnante ou courante. Pour les vertébrés, la fécondation interne et l'œuf amniotique (*voir Figure 20.2*) rendirent possible la transition définitive vers la terre. L'œuf amniotique, toutefois, n'est pas complètement indépendant de l'eau. Des pores dans la coquille de l'œuf favorisent les échanges gazeux, mais permettent simultanément l'évaporation de l'eau. Les œufs amniotiques requièrent des dépenses énergétiques significatives de la part des parents. Les soins parentaux sont assurés par certains reptiles et consistent généralement à maintenir une certaine humidité autour des œufs. Les œufs sont souvent très riches en vitellus (œufs télolécithes N. d. T.) ce qui prolonge la durée du développement embryonnaire et l'énergie dépensée ainsi que le temps passé par les parents sont investis dans les soins apportés aux jeunes après l'éclosion.

La fécondation interne est une nécessité en milieu aérien. Elle doit intervenir dans l'appareil reproducteur de la femelle avant que les membranes protectrices de l'œuf ne soient mises en place. Tous les reptiles mâles, à l'exception des tuataras, possèdent un organe copulateur pour introduire le sperme dans le tractus femelle. Les lézards et les serpents ont deux hémipénis à la base de la queue qui s'érigent en se dévaginant à la manière d'un doigt de gant.

Les gonades sont localisées dans la cavité abdominale. Chez les mâles, une paire de gonoductes conduit le sperme au cloaque. Après la copulation, les spermatozoïdes peuvent être mis en réserve dans un réceptacle séminal de l'appareil génital femelle. Les sécrétions du réceptacle nourrissent les spermatozoïdes et bloquent leur activité. Le stockage peut durer plus de quatre ans chez certaines tortues, voire plus de six ans chez quelques serpents ! Dans les régions tempérées, le sperme peut être stocké pendant l'hiver. L'accouplement se déroule à l'automne, quand les individus se rassemblent dans les hibernacula et la fécondation et le développement interviennent au printemps, quand la température devient favorable. La fécondation a lieu dans la partie supérieure de l'oviducte, gonoducte femelle qui aboutit au cloaque. Les régions glandulaires de l'oviducte sécrètent l'albumen et la coquille. Celle-ci est résistante, mais généralement flexible. Chez certains crocodiles, toutefois, elle est rigide et calcaire, comme les coquilles des oiseaux.

La parthénogenèse a été décrite chez six familles de lézards et une espèce de serpents. Les mâles sont inconnus. Les populations de femelles parthénogénétiques ont un potentiel reproducteur plus élevé que celui des populations bisexuées. Une population décimée par une mortalité élevée pendant un hiver particulièrement froid peut rapidement repeupler l'habitat, car tous les survivants peuvent produire une descendance. Cela compense l'uniformité génétique désavantageuse qu'entraîne ce mode de reproduction monoparental.

Les reptiles ont des comportements reproducteurs souvent complexes associés à la recherche active des femelles par les mâles. Comme chez d'autres animaux, le comportement de cour joue un rôle important dans la reconnaissance du partenaire et dans la préparation physiologique de la reproduction. Les hochements de tête de certains lézards mâles révèlent des taches brillamment colorées sur la gorge et des plis élargis de la peau. La cour et les parades chez les serpents reposent principalement sur des stimulations tactiles. Les ondulations de la queue se succèdent chez le mâle qui glisse son menton le long du dos de la femelle, enlace son corps autour d'elle puis est parcouru de contractions qui se propagent en vagues de la queue vers la tête. Des recherches récentes indiquent que les lézards



**FIGURE 20.15**

**Œufs de reptiles et jeune.** Ce jeune du gecko géant de jour de Madagascar (*Phelsuma madagascariensis*) éclôt de son œuf.



**FIGURE 20.16**

**Soins parentaux chez les Reptiles.** Une femelle de l'alligator Américain (*Alligator mississipiensis*) surveillant son nid.




# ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

## Les tortues en péril

### Statistiques vitales

**Classification :** Phylum des Chordés, classe des Reptiles, ordre des Testudines (Chéloniens)

**Répartition :** Largement dans le monde

**Habitat :** Habitats aquatiques et terrestres dans les régions tempérées et tropicales.

**Statut :** 200 des 300 espèces vivantes sont en danger ou menacées.

### Histoire naturelle et statut écologique

Beaucoup de personnes sont conscientes du statut en danger de quelques-unes des grandes tortues marines, comme la tortue marine Ridley de Kemp (*Lepidochelyes kempii*). Le ramassage des œufs pour la consommation humaine, la capture des adultes pour la nourriture ou pour leur peau, la noyade accidentelle après s'être attrapées dans les filets de pêche, sont les causes majeures des problèmes des tortues. Bien qu'il y ait encore beaucoup à accomplir, la prise de conscience du public, la régulation des pêches commerciales et les programmes internationaux de conservation donnent des signes de redressement de la situation en ce qui concerne la tortue de Kemp et d'autres tortues marines.

Malheureusement, la plupart des gens ne se rendent pas compte que les problèmes des tortues marines sont aussi ceux des tortues terrestres et d'eau douce. Sur les 300 espèces vivant actuellement, 200 sont identifiées comme étant menacées ou en danger. Beaucoup sont en risque majeur d'extinction dans les deux décades à venir à moins que des efforts de conservation ne soient engagés. Elles sont originaires de Chine, du Sud-Est Asiatique, des Philippines et des Amériques Centrale et du Sud. Il y a une énorme demande d'œufs et de tortues adultes pour l'alimentation et la médecine asiatiques. Des tonnes de tortues vivantes sont importées quotidiennement vers la Chine. Les autres menaces qui pèsent sont la destruction et la fragmentation de l'habitat ainsi que le commerce non contrôlé des tortues comme animaux de compagnie. Nous proposons ici trois exemples parmi les nombreux qui pourraient être décrits.

La tortue-boîte à trois bandes Chinoise (*Cuora trifasciata*), originaire du nord Vietnam et de Chine, est en danger, elle se trouve dans une situation particulièrement critique (Figure 20.1*a*). Des chiens sont entraînés pour chasser ces tortues qui sont utilisées dans la médecine chinoise traditionnelle. Les soupes et les gelées confectionnées à partir d'elles auraient, croît-on, des vertus anti-cancéreuses. Elles ont été pratiquement éliminées de partout à l'exception de quelques colonies. Bien qu'elles soient officiellement protégées, le braconnage est encore une menace.

La tortue peinte d'eau douce ou tortue clown (*Callagur borneoensis*) est native de l'Asie du Sud-Est (Figure 20.1*b*). Elle habite les flaques d'eau laissées par la marée et les estuaires côtiers. Pendant la saison de reproduction, la tête des mâles change de couleur de façon spectaculaire. Les adultes et les œufs sont facilement récoltés en raison de leurs habitudes nutritives et de nidification prévisibles. Les programmes de conservation parrainés par le gouvernement obtiennent des résultats qui laissent espérer une augmentation des populations de cette espèce de tortue.

La nécessité d'une conservation des populations de tortues ne se restreint pas à l'Asie. La tortue jaune marbré (*Graptemys flavimaculata*) a une aire de répartition localisée à la rivière Pascagoula du Missisipi (Figure 20.1*c*). La pollution et la dégradation de l'habitat suite



(b)



(a)



(c)

**FIGURE 20.1 Les chéloniens en danger.** (*a*) La tortue-boîte à trois bandes Chinoise (*Cuora trifasciata*) est en danger de façon critique suite à une forte demande pour son utilisation dans la médecine traditionnelle chinoise. (*b*) La tortue peinte d'eau douce (*Callagur borneoensis*) est en danger en raison de la demande des marchés d'alimentation d'Asie. (*c*) La tortue jaune marbré (*Graptemys flavomaculata*) est en danger consécutivement à la destruction de l'habitat le long de la Pascagoula River du Missisipi.

**ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE** suite

à l'utilisation de l'eau pour l'agriculture ont détruit les plages de nidification et les aires d'eau peu profondes mises à profit par les juvéniles. L'utilisation des tortues comme cibles dans la pratique irresponsable de tirs par certains chasseurs est un problème grave pour cette espèce et d'autres espèces de tortues.

La conservation des populations de tortues repose sur la protection des régions du monde où la biodiversité des tortues est la plus élevée et où les menaces sont les plus grandes. Il ne devrait pas être surprenant d'apprendre que ce sont souvent les régions du monde où la biodiversité globale est la plus importante et réclame un besoin urgent de protection. Pour plus d'informations sur la conservation des tortues, visiter les sites web de la Turtle Conservation Fund (http://www.chelonian.org/tcf/) et la Turtle Survival Alliance (http://www.chelonian.org/tcf/).

et les serpents utilisent aussi l'émission de phéromones sexuelles pour estimer la condition reproductive ou de réceptivité d'un partenaire potentiel. Les vocalisations jouent un rôle important chez les crocodiles seulement. Pendant la période de reproduction, les mâles sont hostiles, combatifs et émettent des sons, aboiements ou toux qui avertissent les autres mâles de l'occupation du territoire et longs mugissements qui attirent les femelles. L'accouplement se déroule dans l'eau.

Les œufs des reptiles, une fois déposés, sont généralement abandonnés (Figure 20.15). Les tortues, d'une façon générale, les enfouissent dans le sol ou dans les débris de plantes. D'autres reptiles les déposent sous les rochers, dans les débris ou dans des creux. Environ 100 espèces de reptiles accordent des soins aux œufs pondus. L'alligator Américain *Alligator mississippiensis* en est un exemple (Figure 20.16). La femelle construit un monticule de boue et de végétation de 1 m de haut et 2 m de diamètre. Elle en évide le centre qu'elle remplit partiellement de boue et de débris puis dépose les œufs qu'elle recouvre. La température à l'intérieur du nid influence le sexe des jeunes éclos. Une température égale ou inférieure à 31,5 °C produit une descendance de femelles. Des températures comprises entre 32,5 °C et 33 °C donnent des mâles et des températures qui se situent autour de 32 °C sont à l'origine de mâles et de femelles. (Des effets similaires de la température sur le déterminisme du sexe sont également connus chez quelques lézards et chez beaucoup de tortues). La femelle reste près du nid pour protéger les œufs en cours de développement de la prédation. Elle libère les jeunes du nid en réponse à leurs cris et les prend dans sa bouche pour les transporter à l'eau. Elle peut creuser des flaques d'eau peu profondes pour les jeunes et rester avec eux pendant plus de deux ans. Les jeunes se nourrissent des petits morceaux de nourriture que la mère laisse tomber ou de petits vertébrés et invertébrés qu'ils attrapent.

### Synthèse de la section 20.3

La peau des reptiles est écailleuse, épaisse, sèche et kératinisée. Elle remplit plusieurs fonctions : protection, locomotion, sécrétion, reconnaissance des sexes et thermorégulation. Le crâne reptilien a un palatin secondaire et le squelette axial a plus de vertèbres cervicales que celui des amphibiens. La plupart des reptiles sont carnivores. Le crâne des serpents est remarquablement adapté pour l'ingurgitation de proies de grande taille. Le cœur des reptiles comprend deux oreillettes et un ventricule incomplètement séparé (sauf chez les crocodiliens). Les artères systémique et pulmonaire séparent le flux sanguin en deux circuits, systémique et pulmonaire. Les reptiles pratiquent un mécanisme de ventilation respiratoire par pression négative. La plupart des reptiles sont ectothermes. La vision est le sens dominant pour la plupart d'entre eux. Les reptiles ont des reins métanéphriques. L'excrétion d'acide urique assure la conservation de l'eau. Après la fécondation, interne, les femelles déposent des œufs amniotiques protégés par une coquille. La parthénogenèse est connue chez quelques lézards. Les œufs se développent sans soins particuliers des parents. Les crocodiliens, dont les femelles construisent des nids, sont des exceptions.

***Quelles sont les adaptations présentes chez les reptiles non aviens qui ont rendu la vie sur terre possible ?***

## 20.4 Considérations phylogénétiques supplémentaires

### Compétences à acquérir

1. Décrire le destin évolutif de la branche archosaurienne du lignage reptilien.
2. Décrire les destins évolutifs de la branche des synapsides dans le lignage des amniotes.

La branche archosaurienne du lignage reptilien a divergé il y a environ 200 millions d'années (*voir Figure 20.3*). Les archosauriens ont inclus les dinosaures, ont été à l'origine des crocodiliens et de deux groupes de vertébrés volants. Les ptérosaures (Gr. *pteros*, aile + *sauros*, lézard) ont une taille qui varie entre celle d'un moineau et celle d'animaux de 13 m d'envergure. Un allongement du quatrième doigt supporte ses ailes, le sternum est adapté à l'ancrage des muscles du vol et les os sont creux pour alléger le squelette pendant le vol. Comme cela sera précisé dans le Chapitre 21, ces adaptations sont parallèles, mais non identiques à celles des oiseaux – descendants de la seconde lignée d'archéosaures volants.

La branche synapside du lignage amniote a divergé il y a 320 millions d'années environ et a conduit aux mammifères. Les membres de synapsides sont relativement longs et maintiennent le corps élevé au-dessus du sol. Les dents et les mâchoires sont adaptées pour mâcher et déchirer de façon efficace. Des os supplémentaires sont incorporés à l'oreille moyenne. Ces caractéristiques et beaucoup d'autres sont apparues entre le Carbonifère et le Trias. La section « Perspective évolutive » du Chapitre 22 fournit d'autres précisions sur la nature de cette transition.

### Synthèse de la section 20.4

La branche archosaurienne du lignage reptilien a été à l'origine des dinosaures, crocodiliens, ptérosaures et oiseaux. La branche synapside du lignage amniote a donné les mammifères.

***Comment pourrait-on expliquer que les soins aux jeunes soient communs aux crocodiles et aux oiseaux, mais pas aux autres reptiles ?***

## Résumé

### 20.1 Perspective évolutive

La radiation adaptative des amniotes primitifs a conduit aux lignages mammalien (synapside) et reptilien (diapside). Les diapsides comprennent les reptiles aviaires (oiseaux) et les reptiles non aviaires (serpents, lézards, crocodiles et tuataras). La division traditionnelle du lignage reptilien en deux classes, celle des Reptilia et celle des Aves, crée de façon incorrecte un groupe paraphylétique.

### 20.2 Survol des reptiles

L'ordre des Testudines (Chéloniens) renferme les tortues. Les tortues ont une carapace osseuse, mais sont dépourvues de dents. Toutes sont ovipares.

L'ordre des Crocodiliens comprend les alligators, crocodiles, caïmans et gavials. Ces groupes ont un palatin secondaire bien développé et manifeste des comportements de nidation et de soins parentaux.

L'ordre des Sphénodontiens ou Rhynchocéphales renferme deux espèces de tuataras. Ils sont trouvés uniquement sur des îlots isolés de Nouvelle-Zélande.

L'ordre des Squamates regroupe les lézards, serpents et lézards – vers (amphibènes). Les lézards ont deux paires de membres et la plupart sont ovipares. Les serpents n'ont pas de membres développés et leur crâne est adapté à l'engloutissement de proies de grande taille. Les amphisbènes sont spécialisés dans le fouissement. Ils ont une unique dent médiane dans la mâchoire supérieure et la plupart d'entre eux sont ovipares.

### 20.3 Pressions évolutives

La peau des reptiles est sèche, kératinisée et constitue une barrière qui s'oppose à la perte d'eau. Elle est pourvue d'écailles épidermiques et renferme des chromatophores.

Le squelette des reptiles est modifié pour assurer support et mouvement sur terre. La perte des membres chez les serpents est compensée par une implication plus importante de la paroi du corps dans la locomotion.

Les reptiles ont une langue qui peut être utilisée dans la capture des proies. Les os du crâne des serpents sont lâchement joints et agissent indépendamment lors de la prise de nourriture.

Le système circulatoire des reptiles est subdivisé en circuits pulmonaire et systémique et le sang s'écoule sous haute pression. Le sang peut être dérouté du circuit pulmonaire durant les périodes d'apnée.

Les échanges gazeux s'effectuent à travers les surfaces compliquées des poumons. La ventilation pulmonaire s'effectue selon un mécanisme de pression négative.

Les reptiles sont ectothermes et exploitent principalement des mécanismes comportementaux pour thermoréguler.

La vision est le sens dominant de la plupart des reptiles. Les yeux médians (pariétaux), les oreilles, les organes de Jacobson et les fossettes sont des récepteurs sensoriels importants pour certains reptiles.

L'acide urique est le produit d'excrétion azoté des reptiles. Non toxique, relativement insoluble dans l'eau, il peut être stocké et éliminé à l'état semi-solide. Les surfaces respiratoires internalisées et la peau sèche favorisent également la conservation de l'eau.

L'œuf amniotique et la fécondation interne permettent le développement sur terre. Leur réalisation requiert une dépense énergétique parentale significative.

Certains reptiles utilisent des signaux visuels, olfactifs et auditifs pour la reproduction. Les soins parentaux sont importants chez les crocodiliens.

### 20.4 Considérations phylogénétiques supplémentaires

Les oiseaux sont les descendants du lignage évolutif diapside.

Les mammifères sont les descendants du lignage évolutif synapside.

## Questions de révision sur les concepts

1. Tous les animaux de la liste qui suit appartiennent au lignage reptilien, sauf un. Lequel ?
   a. Mammifères
   b. Serpents
   c. Lézards
   d. Dinosaures
   e. Oiseaux
2. Un chercheur a trouvé un crâne fossilisé d'amniote avec deux fenêtres temporales. Laquelle des affirmations suivantes concernant ce crâne pourrait être EXACTE ?
   a. Il aurait pu appartenir à un membre du lignage synapside et être probablement un mammifère primitif.
   b. Il aurait pu appartenir à un membre du lignage diapside et être l'ancêtre d'un mammifère actuel.
   c. Il aurait pu appartenir à un membre du lignage diapside et être l'ancêtre d'un lézard actuel.
   d. Il aurait pu appartenir à un membre du lignage anapside – probablement une ancienne tortue.
3. Les membres de l'ordre des Squamates incluent les
   a. tortues.
   b. serpents.
   c. tuataras.
   d. crocodiles.
4. Tous les reptiles perdent périodiquement les couches épidermiques externes au cours d'un processus appelé mue ou ecdysis.
   a. Vrai
   b. Faux
5. Le septum ventriculaire incomplet (partiel) de la plupart des reptiles est
   a. une preuve que les reptiles sont moins évolués que les oiseaux et les mammifères, dont les ventricules sont complètement divisés.

b. une adaptation qui permet de shunter le sang du circuit pulmonaire vers le circuit systémique durant les périodes de respiration intermittente.
c. un mécanisme de shunt spécialement bien développé chez les tortues.
d. b et c sont tous deux corrects.

## Questions d'analyse et d'application

1. Expliquez les changements récents dans la taxonomie des amniotes. Pensez-vous que Reptilia peut être encore retenu comme terme désignant une classe ? Si oui, quels groupes d'animaux devrait-il comprendre ?
2. Quelles sont les caractéristiques du cycle de vie des tortues qui les rendent vulnérables pour l'extinction ? Quelles mesures, d'après vous, devraient être prises pour protéger les espèces de tortues en danger ?
3. Le ventricule incomplètement divisé des reptiles est parfois considéré comme une transition évolutive entre le cœur des amphibiens primitifs et les ventricules complètement divisés des cœurs d'oiseaux et de mammifères. Êtes-vous d'accord avec ce point de vue ? Pourquoi ?
4. Quel effet un réchauffement global significatif pourrait-il avoir sur les sexe ratios des crocodiliens ? Imaginez ce que pourraient être les conséquences à long terme d'un réchauffement global sur les populations de crocodiliens ?

# 21

# Oiseaux : reptiles sous un autre nom



## Plan du chapitre



## 21.1 Perspective évolutive

### Compétences à acquérir

1. Décrire les caractéristiques de la classe des Aves (oiseaux).
2. Critiquer l'affirmation selon laquelle « le vol des vertébrés est apparu en premier chez les dinosaures ».

Les dessins d'oiseaux sur les murs des grottes du sud de la France et d'Espagne, les images d'oiseaux dans les cultures de l'Égypte ancienne et de l'Amérique, et les images d'oiseaux dans les écrits bibliques montrent, de toute évidence, que les humains sont fascinés par les oiseaux et le vol de l'oiseau depuis des milliers d'années. Des premiers dessins de machines volantes de Léonard de Vinci (1490) au premier vol d'avion réussi d'Orville Wright le 17 décembre 1903, les hommes ont essayé de conquérir le ciel et de s'envoler comme les oiseaux.

La capacité des oiseaux de naviguer sur de longues distances entre les aires de reproduction et d'hivernage est tout aussi impressionnante que le vol. Par exemple, les sternes arctiques ont une route de migration qui les amène de l'Arctique à l'Antarctique avec retour chaque année, soit une distance approximative de 35 000 km (Figure 21.1). Leur route plutôt tortueuse leur fait traverser l'Océan Atlantique Nord, jusqu'aux côtes de l'Europe et de l'Afrique puis traverser de grandes étendues de l'Océan Atlantique Sud avant d'atteindre les aires d'hivernage.

### Relations phylogénétiques

Les reptiles aviaires appartiennent traditionnellement à la classe des Aves (L. *avis*, oiseau). Les caractéristiques majeures de ce groupe correspondent à des adaptations pour le vol avec, des appendices modifiés en ailes, des plumes, l'endothermie, un taux de métabolisme élevé, une colonne vertébrale modifiée pour le vol et des os allégés par de nombreux espaces remplis d'air (os « pneumatisés » N. d. T.). En plus, les oiseaux actuels ont un bec mais sont dépourvus de dents.

Les points communs entre oiseaux et reptiles non aviaires sont si frappants que, dans les années 1860, T. H. Huxley décrivait les oiseaux comme « des reptiles glorieux » et les incluait dans une seule classe, celle des Sauropsidés. En même temps que les zoologistes et les paléontologistes en apprennent plus sur les relations entre oiseaux et autres reptiles, beaucoup de scientifiques soutiennent l'idée originale de Huxley. Parmi les similarités anatomiques, il faut citer la présence d'un seul condyle d'articulation sur le crâne (il s'agit, rappelons-le, du point d'articulation avec la première vertèbre cervicale), d'un seul ossicule (osselet) dans l'oreille, la structure de la mâchoire inférieure et des douzaines d'autres caractères intéressant le squelette. Certaines caractéristiques physiologiques comme la présence de globules rouges nucléés, et des aspects de la fonction du foie et des reins sont partagées par les reptiles non aviaires et les oiseaux. Certains oiseaux ont en commun avec des reptiles des particularités comportementales comme la nidification et les soins à la progéniture. Enfin, certains caractères que l'on pensait non partagés, comme l'endothermie et la présence de plumes, ont été découverts chez les dinosaures.

Les oiseaux descendent d'anciens archosaures – un lignage auquel appartiennent les dinosaures et les crocodiles (*voir Figure 20.3*). Les oiseaux sont étroitement apparentés



(a)




(b)

**FIGURE 21.1**

**Classe des Aves (Oiseaux).** (*a*) Les oiseaux dérivent du lignage archosaurien des reptiles fossiles. Les adaptations pour le vol sont des appendices modifiés en ailes, des plumes, l'endothermie, un taux de métabolisme élevé, une colonne vertébrale modifiée pour le vol et des os allégés par de nombreux espaces aérifères. Le vol a donné aux oiseaux, comme la sterne Arctique (*Sterna arctica*), la possibilité d'exploiter des ressources indisponibles pour les autres vertébrés. (*b*) Route de migration de la sterne Arctique. Les sternes Arctiques se reproduisent dans la partie septentrionale de l'Amérique du Nord, au Groenland et dans l'Arctique. Les oiseaux migrateurs traversent l'Océan Atlantique en direction de l'Antarctique pendant la saison d'hiver de l'Hémisphère Nord. Ils parcourent ainsi, aller-retour, chaque année, 35 000 km.

aux théropodes, groupe de dinosaures de la lignée des saurischiens. (Cette lignée inclut également les dinosaures bipèdes comme *Tyrannosaurus* et *Velociraptors*).

Les découvertes spectaculaires de gisements fossilifères dans le nord de la Chine et datant de 130 millions d'années sont en faveur d'une ascendance théropode. Ces fossiles ne correspondent pas aux ancêtres directs des oiseaux, mais de façon plus importante montrent à maintes reprises que les traits ancestraux des oiseaux étaient présents dans diverses espèces au sein d'un lignage important. Des fossiles d'au moins une douzaine de dinosaures théropodes portant des plumes ont été mis à jour (Figure 21.2). Le premier découvert, appelé *Sinosauropteryx*, avait la taille d'un poulet. Il portait de petites structures tubulaires, comparables aux plumes dont sont revêtus les premiers stades du développement des oiseaux actuels. Un autre fossile a été dénommé *Caudipteryx*. C'était un théropode de la taille d'une dinde avec des plumes disposées symétriquement sur les membres avant et sur la queue. Il est certain que ces théropodes ne volaient pas parce que l'aérodynamique du vol implique la présence de plumes asymétriques. Ces fossiles montrent que l'apparition des plumes a précédé celle du vol. Les premières plumes pouvaient jouer un rôle dans l'isolation et la régulation thermique, l'imperméabilisation, les parades nuptiales, l'équilibre et le balancement lors de la course sur le sol. Le vol apparaît donc comme une fonction secondaire des plumes. *Microraptor* est un autre théropode à plumes. Il vivait il y a 125 millions d'années et portait des plumes asymétriques sur les quatre membres et la queue. *Microraptor* pouvait-il voler ?



**FIGURE 21.2**

**Une représentation artistique des Théropodes à plumes et des oiseaux fossiles.** À droite, au premier plan est *Sinosauropteryx*. Il avait à peu près la taille d'un poulet. Noter la présence de plumes tubulaires. Au centre du premier plan est le *Caudipteryx*. Il avait des plumes symétriques et était de la taille d'une dinde. Le *Microraptor* est montré en vol à l'arrière-plan. Noter la présence de plumes sur les quatre membres. Personne n'est certain que le *Microraptor* pouvait voler. Il a pu grimper aux arbres puis glisser en plané mais il devait posséder des plumes asymétriques comme les plumes de vol caractéristiques des oiseaux. Les autres espèces représentées sont deux oiseaux fossiles trouvés dans les gisements fossilifères du nord de la Chine, *Jixiangornis* (plan du milieu à droite) et *Jeholornis* (à gauche du plan médian). Les deux avaient des structures squelettiques qui suggèrent une capacité à voler. *Psittacosaurus* (sous *Jeholornis*) était un dinosaure bipède herbivore. Les couleurs choisies ici et les interactions apparentes entre les espèces sont une interprétation de l'artiste. Image de Luis Rey de www.luisrey;ndrila.co.uk. Repris avec l'autorisation de Luis Rey.

Personne ne sait, mais il possédait les plumes adaptées et deux paires de membres qui pouvaient former une surface portante pour le vol. D'autres particularités du squelette suggèrent que *Microraptor* était un grimpeur. Peut-être grimpait-il pour utiliser ensuite ses ailes dans un vol plané. L'identification d'une furcula, ou fourchette, chez des fossiles, est un argument supplémentaire qui vient à l'appui de l'hypothèse d'une ascendance théropode. (La furcula dérive de la fusion des clavicules et, comme cela est indiqué plus loin, correspond à une adaptation au vol chez les oiseaux).

Il apparaît donc tout à fait clair que les oiseaux dérivent des dinosaures théropodes. Chaque caractéristique initialement considérée comme propre aux oiseaux, même les plumes asymétriques, était également présente chez les reptiles non aviaires. Les oiseaux sont réellement des « reptiles glorieux ». De ce point de vue, séparer ce chapitre du Chapitre 20 est artificiel. L'ornithologie, l'étude des oiseaux, a une histoire et une tradition qui ne peuvent être ignorées et justifient le fait de traiter les oiseaux à part.

## Oiseaux fossiles et évolution du vol

En 1861, un des vertébrés fossiles le plus important a été découvert dans une carrière d'ardoise de Bavière, en Allemagne (Figure 21.3). C'était le fossile d'un animal qui avait la taille d'un pigeon et qui vivait pendant la période jurassique, il y a environ 150 millions d'années. Il avait une longue queue reptilienne et des doigts munis de griffes. La tête n'était pas complètement préservée, mais des empreintes de plumes sur la queue et sur des ailes courtes, arrondies prouvaient, de toute évidence, qu'il s'agissait d'un fossile d'oiseau. Il fut appelé *Archeopteryx* (Gr. *archaios*, ancien + *pteron*, aile). Soixante ans plus tard, un spécimen plus complet fut mis à jour révélant la présence de dents sur des mâchoires à allure de bec. Quatre autres fossiles découverts plus tard renforcèrent l'hypothèse d'une origine reptilienne des oiseaux. La plupart des zoologistes considèrent *Archeopteryx* comme l'oiseau le plus ancien jamais découvert et faisant le lien entre les reptiles et les oiseaux.

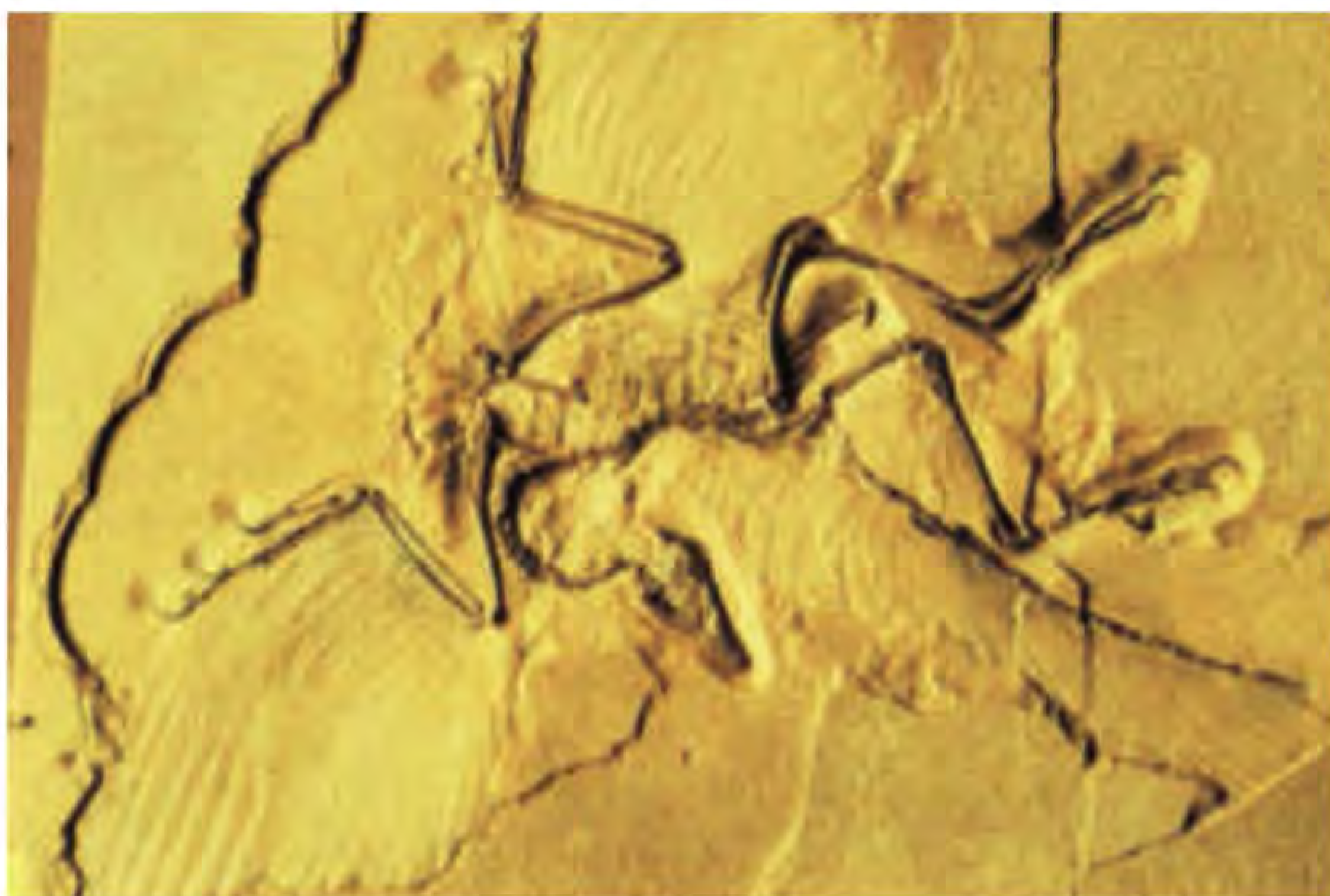
Les interprétations concernant le mode de vie d'*Archeopteryx* ont été importantes pour émettre des hypothèses sur l'origine du vol. Les clavicules (fourchette) d'*Archeopteryx* étaient bien développées et représentaient vraisemblablement des points d'ancrage pour les muscles des ailes. Le sternum, les os de l'aile, et d'autres sites d'attachement de ces muscles étaient moins développés par rapport aux oiseaux actuels. Ces observations permettent de supposer qu'*Archeopteryx* pratiquait le vol plané sur de courtes distances.

Certains zoologistes pensent que les griffes qui terminent les doigts des ailes servaient à grimper sur les arbres et s'accrocher aux branches. Une étape dans l'évolution du vol a donc dû consister d'abord à sauter de branche en branche ou de branche au sol. Un peu plus tard, le vol plané s'est installé puis le battement des ailes l'a amélioré et, dans une dernière étape, le vol battu s'est imposé.

D'autres zoologistes font remarquer que la structure du membre antérieur des tout premiers oiseaux suggère qu'ils étaient bipèdes et devaient courir ou sautiller sur le sol. Les ailes devaient permettre de happer les insectes en vol ou piéger ceux qui étaient au sol. Les dents et les griffes qui ressemblent aux serres des oiseaux prédateurs actuels étaient certainement utilisées pour saisir les proies. Les ailes devaient également intervenir dans la stabilisation lors des sauts à la poursuite des proies et permettre aussi le vol sur de courtes distances. Les avantages d'un tel type de locomotion ont pu permettre éventuellement l'évolution vers le vol battu.

Un autre oiseau fossile (*Sinornis*), découvert en Chine, est en accord avec le point de vue selon lequel *Archeopteryx* était étroitement apparenté au stock ancestral des oiseaux. Les fossiles de *Sinornis* datent de 135 millions d'années, soit 15 millions d'années après *Archeopteryx*. Il avait, à la fois, des caractères primitifs de type dinosaure et des caractères similaires à ceux trouvés chez les oiseaux actuels avec, par exemple, un corps et une queue raccourcis ainsi qu'un sternum de grande surface pour l'ancrage des muscles du vol. Les griffes étaient réduites et les membres antérieurs étaient modifiés pour permettre le repliement des ailes au repos. Ce sont autant de caractéristiques qui indiquent que le vol battu était en place chez les oiseaux à 135 millions d'années.

La mise à jour très récente d'un oiseau fossile dans des dépôts datant du début du Crétacé, en Espagne, apporte des informations supplémentaires sur l'origine du vol. Cet oiseau, *Eoalulavis*, trouvé dans des terrains de 115 millions d'années, avait une envergure de 17 cm (à peu près la même que celle d'un chardonneret). L'examen de ce fossile révéla la présence d'un lobe alaire supplémentaire



(a)



(b)

**FIGURE 21.3**

***Archeopteryx*, un oiseau fossile.** (*a*) Fossile d'*Archeopteryx*. (*b*) Représentation de l'artiste. Certains zoologistes pensent qu'*Archeopteryx* vivait sur le sol plutôt que dans les arbres comme montré ici.

appelé alule. Comme on l'indique plus loin, ce lobe caractérise les ailes des oiseaux actuels qui pratiquent un vol lent, stationnaire. Un mécanisme complexe, à l'origine de ce type de vol, était donc déjà engagé il y a 115 millions d'années.

## Diversité des oiseaux actuels

*Archeopteryx, Sinornis et Eoalulavis* présentent des caractéristiques qui, de façon évidente, font la transition entre les reptiles et les oiseaux. Les zoologistes, toutefois, ne savent pas si, oui ou non, l'un d'entre eux est l'ancêtre direct des oiseaux actuels. De nombreux fossiles d'oiseaux datant de 100 à 75 millions d'années ont été dégagés. Certains d'entre eux étaient de grande taille, mais ne volaient pas, d'autres étaient adaptés à la nage ou à la plongée et d'autres encore volaient. La plupart des lignées auxquelles appartiennent ces fossiles, se sont éteintes, comme les dinosaures, à la fin du mésozoïque. L'impact d'un astéroïde et les changements cataclysmiques atmosphériques et climatiques qui ont suivi ont été à l'origine de l'extinction des dinosaures et vraisemblablement aussi de celle des oiseaux.

Certains, parmi les quelques-uns qui ont survécu au cours du Tertiaire, furent les ancêtres des oiseaux actuels, dépourvus de dents. La phylogénie des oiseaux actuels est controversée. Il suffit de retenir que la radiation adaptative a conduit à la diversification d'environ 10 000 espèces d'oiseaux vivant actuellement et qui sont réparties dans 31 ordres (Tableau 21.1). Des caractéristiques portant sur les comportements, les chants, des différences anatomiques et les niches écologiques permettent de les distinguer.

### Synthèse de la section 21.1

Les oiseaux sont caractérisés par les adaptations au vol, parmi lesquelles, la présence d'ailes, de plumes, l'endothermie, des modifications de la colonne vertébrale et l'allègement des os creusés d'espaces remplis d'air. Ils partagent beaucoup de caractéristiques avec d'autres reptiles. Les oiseaux font partie du lignage archosaurien et dérivent des dinosaures théropodes. Le vol s'est mis en place alors que certains théropodes utilisaient les ailes pour planer de branche en branche sur les arbres ou comme stabilisateurs, lorsqu'ils couraient et sautaient à la poursuite des proies. La radiation évolutive des ordres d'oiseaux actuels a commencé il y a environ 70 millions d'années.

***Pourquoi pensons-nous que les fossiles indiquent que les dinosaures théropodes utilisaient leurs ailes pour voler ou pour planer ?***

# 21.2 Pressions évolutives

### Compétences à acquérir

1. Décrire les adaptations au vol du squelette de l'oiseau.
2. Comparer le système respiratoire des oiseaux à celui des autres reptiles.
3. Comparer les avantages et les désavantages de produire à l'éclosion des jeunes altriciaux versus jeunes précoces.

Pratiquement chaque système corporel de l'oiseau montre une certaine adaptation au vol. L'endothermie, la présence de plumes, le perfectionnement des sens, la présence d'un cou long et flexible et d'os allégés sont quelques-unes des adaptations décrites dans cette section.

## Structure externe et locomotion

La couverture de plumes d'un oiseau représente son plumage. Les plumes ont deux fonctions essentielles pour le vol. Elles forment les surfaces portantes, interviennent ainsi dans l'ascension, dans la direction du vol et empêchent une déperdition excessive de chaleur, ce qui assure le maintien de l'endothermie en relation avec un métabolisme élevé. Les plumes interviennent également dans le comportement de cour et les parades, l'incubation et l'imperméabilisation.

On distingue deux types de plumes en fonction de leur mode de développement. Les deux types sont subdivisés sur la base de modifications en relation avec des fonctions spécifiques. Seules quelques-unes des modifications possibles sont envisagées ici.

Le corps des oiseaux est recouvert de plumes plates, fortement liées les unes aux autres et créant des surfaces aérodynamiques, comme celles des ailes et des queues. Ces plumes portent le nom de **pennes** (Figure 21.4*a*). Elles se composent d'un axe rigide ou rachis sur lequel s'insèrent des barbes. Ces dernières portent des barbules qui s'entrecroisent. De courts crochets, appelés hamuli (sing., *hamulus*) s'enclenchent dans les sillons des barbules adjacentes et maintiennent le plumage consistant et souple. Les pennes présentent quelques modifications en relation avec les fonctions qu'elles accomplissent. Par exemple, les **plumes de vol (ou rémiges** N. d. T.) sont à la pointe et sur le bord de fuite de l'aile. Elles sont asymétriques avec des barbes plus longues sur un côté du rachis. Les **plumes de contour** sont symétriques, « habillent» le corps et recouvrent la base des plumes de vol. Elles assurent l'imperméabilisation, l'isolation thermique et l'aérodynamisme du corps.

Les **plumules** ont un rachis réduit auquel est attachée une touffe fine de barbes avec barbules (dans le texte, les auteurs ne font pas la distinction entre calamus, partie basale de l'axe d'une plume et rachis, partie distale. Cette distinction est faite dans la Figure 21.4. Les barbes s'insèrent directement sur le calamus N. d. T.). Les plumules comprennent les **plumes de duvet** qui forment une couche isolante sous les plumes de contour (Figure 21.4*b*). (Le duvet est particulièrement abondant chez les oiseaux aquatiques ; c'est avec le duvet d'un canard scandinave, l'Eider, qu'étaient confectionnés les édredons N. d. T.).

Très longtemps, les plumes ont été considérées comme des écailles reptiliennes qui se seraient allongées et dont les bords frangés auraient formé barbes, barbules et hamuli. Ce n'est apparemment pas le cas. Le développement des plumes est tubulaire alors que celui des écailles est planaire. La formation d'une plume débute par une prolifération des cellules épidermiques qui délimitent un bourgeon qui s'allonge en un tube appelé gaine de la plume (Figure 21.5*a*).Les cellules épidermiques de la base se divisent et prolifèrent vers le bas, mettant en place un follicule annulaire qui croît dans le derme. La gaine de la plume, formée de cellules épidermiques, s'ancre ainsi dans le derme (Figure 21.5*b*). Elle entoure un axe dermique ou pulpe enrichie en capillaires sanguins qui apportent les éléments nutritifs indispensables au développement de la plume. Les cellules épidermiques de la gaine forment les barbes de la plume (Figure 21.5*c*). À partir de ce stade, les deux types de plumes décrits précédemment vont se différencier. Dans le cas d'une plume de type penne, les barbes en cours de différenciation se spiralisent les unes autour des autres pour former le rachis. Dans le cas des plumules, elles ne procèdent pas ainsi et le rachis s'individualise uniquement à la base de la plume. Alors que la croissance se poursuit, la plume émerge de sa gaine et celle-ci forme le calamus qui demeure à la base (Figure 21.5*d*).

## TABLEAU 21.1
### Classification des reptiles aviaires

**Classe des Aves** (L. *avis*, oiseau)*

Adaptations pour le vol incluant : des appendices antérieurs modifiés en ailes recouvertes de plumes, endothermie, taux de métabolisme élevé, cou flexible, vertèbres postérieures fusionnées et os allégés, creusés de nombreux espaces aérifères. Le crâne est allégé par la réduction du nombre d'os et la présence d'un bec corné et pas de dents. Les oiseaux.

**Ordre des Sphénisciformes**
Corps massif ; ne volent pas, ailes transformées en ailerons pour la nage, corps protégé par épaisse couche de graisse. Manchots.

**Ordre des Struthioniformes**
Oiseaux de très grande taille qui ne volent pas ; ailes avec de nombreuses plumes pelucheuses. Autruches.

**Ordre des Gaviiformes**
Bec puissant, droit et pointu ; adaptations à la plongée incluant des pattes insérées très en arrière du corps, tarse en forme de lame, pattes palmées et os lourds (non pneumatisés). Plongeons.

**Ordre des Podicipédiformes**
Ailes courtes ; plumage doux et épais ; pieds palmés avec ongles aplatis. Grèbes.

**Ordre des Procellariiformes**
Narines tubulaires, glandes nasales volumineuses ; ailes longues et étroites. Albatros, puffins, pétrels.

**Ordre des Pélécaniformes**
Palmure qui relie les quatre doigts ; narines rudimentaires ou absentes ; grand sac gulaire. Pélicans, fous, cormorans, anhingas et frégates (oiseaux-frégates).

**Ordre des Ciconiiformes**
Cou long, souvent plié en vol ; échassiers à longues pattes. Hérons, aigrettes, cigognes, Ibis.

**Ordre des Phoenicoptériformes**
Corps ovoïdes avec des plumes roses ou rouge – cramoisi ; plumes de vol noires ; pattes et cou exceptionnellement longs ; bec épais, coudé en son milieu, partie supérieure du bec plus petite que la partie inférieure. Flamants.

**Ordre des Ansériformes**
Hurleurs d'Amérique du sud, canards, oies et cygnes ; les trois derniers groupes possèdent un bec large et plus ou moins aplati, un sous-manteau de duvet épais ; pieds palmés.

**Ordre des Falconiformes**
Bec robuste qui se termine par un crochet ; ailes larges ; pied raptorial avec serres ou griffes développées. Vautours, oiseaux sagittaires ou secrétaires, éperviers (buses), aigles, balbuzards, faucons.

**Ordre des Galliformes**
Bec court ; ailes courtes, arquées ; pattes robustes avec griffes. Hoccos, tétras, cailles, faisans, dindes.

**Ordre des Gruiformes**
Caractéristiques de cet ordre très variables rendant le diagnostic difficile. Oiseaux des marais comprenant les grues,les courlans (limpkins), les râles et les foulques.

**Ordre des Charadriiformes**
Caractéristiques très variables. Oiseaux de rivage (limicoles N. d. T.), mouettes, sternes, pingouins. (Les trois représentants mentionnés faisaient partie d'un ordre distinct, celui des Lariformes que certains rattachent maintenant aux Charadiiformes, N. d. T.).

**Ordre des Columbiformes**
Plumage dense mais faiblement attaché à la peau ; jabot bien développé. Pigeons, colombes, gangas ou syrrhaptes.

**Ordre des Psittaciformes**
Mandibule supérieure mobile par rapport au crâne ; langue épaisse ; pattes à doigts inversés, deux vers l'avant et deux vers l'arrière (N. d. T.) ; généralement vivement colorés. Perroquets, loris, aras.

**Ordre des Cuculiformes**
Quatrième doigt réversible (peut être placé à l'arrière, réversibilité variable selon les Familles N. d. T.) ; peau souple. Touracos, Géocoucous connus sous le nom de « coureurs des routes », coucous.

**Ordre des Strigiformes**
Tête volumineuse avec yeux immobiles situés en avant ; pied raptorial avec griffes recourbées. « Rapaces nocturnes » (N. d. T.). Chouettes.

**Ordre des Caprimulgiformes**
Tête et plumage comparables à ceux des chouettes, mais bec et pieds peu robustes ; bec à large ouverture; insectivores. Engoulevents, autres « suceurs de lait de chèvre » (légende selon laquelle les engoulevents aspiraient le lait de chèvre, d'où le nom latin du genre, *Caprimulgus* et le nom de l'ordre, N. d. T.).

**Ordre des Apodiformes**
Ailes longues ; pattes courtes et pieds faibles. Martinets, colibris.

**Ordre des Coraciiformes**
Tête massive ; bec de grande taille ; plumage à reflets métalliques. Martins-pêcheurs, todiers, guêpiers, rolliers.

**Ordre des Piciformes**
Généralement bec long et fort ; pattes robustes avec quatre doigts en permanence réversés chez les pics. Pics, toucans, indicateurs mange-miel, barbets.

**Ordre des Passeriformes**
Le plus vaste de tous les ordres d'oiseaux; 69 familles d'oiseaux percheurs ; pied adapté à la vie perchée dans les arbres ; traits externes très variables. Hirondelles, alouettes, corbeaux, mésanges bicolores, sitelles et beaucoup d'autres.

* Une sélection des ordres d'oiseaux.

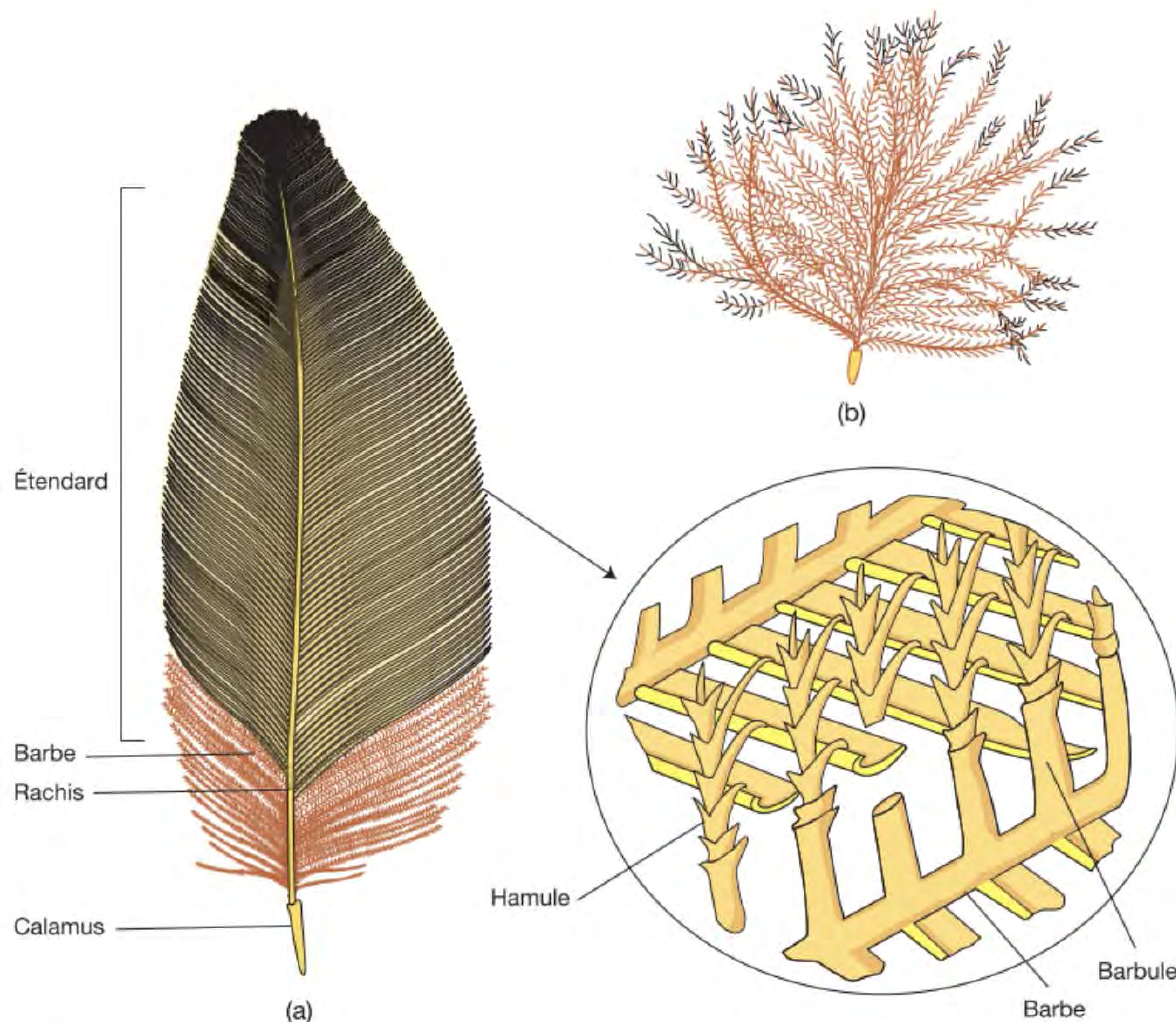



**FIGURE 21.4**

**Structure des différents types de plumes.** (*a*) Les pennes ont un axe central ou rachis sur lequel les barbes s'attachent. Les barbes portent des barbules qui se chevauchent. Des hamules, semblables à de petits crochets, sont associés aux barbules et s'enclenchent dans des sillons des barbules adjacentes. Le résultat est un étendard solidement uni qui aide à mettre en forme les surfaces aérodynamiques des oiseaux. (*b*) Les plumules ont un rachis rudimentaire. Les barbes et les barbules ne s'entrecroisent pas et donnent à la plume une apparence vaporeuse. Les plumes de duvet, qui assurent l'isolation thermique des oiseaux, en font partie. *De N. Heisler, JOURNAL OF EXPERIMENTAL BIOLOGY, 1983. Copyright 1983. The company of Biologist Limited, Cambridge, UK. Utilisé avec permission.*

Les oiseaux maintiennent un plumage propre en débarrassant les plumes et la peau des parasites. Le lissage du plumage est obtenu en frottant le bec contre les plumes. Les hamuli délogées par le mouvement sont repositionnées. Les sécrétions huileuses des glandes uropygiennes, localisées à la base de la queue (le croupion N. d. T.) de beaucoup d'oiseaux, sont réparties sur les plumes au cours du lissage et gardent la couverture de plumes hydrophobe et souple. Les sécrétions lubrifient également le bec et les pattes et limitent l'usure superficielle. L'exploitation des fourmis est un comportement de maintenance communément pratiqué par beaucoup d'oiseaux chanteurs. Il consiste à prendre des fourmis dans le bec et les frotter sur les plumes. L'acide formique que les fourmis sécrètent est apparemment toxique pour les mites des plumes.

Les pigments déposés dans les plumes au cours de leur différenciation produisent la plupart des couleurs des oiseaux (colorations pigmentaires N. d. T.). D'autres colorations, appelées colorations structurales, sont dues à des irrégularités de la surface de la plume qui diffracte la lumière blanche. La coloration bleue des plumes, par exemple, n'est jamais due à un pigment. Une couche externe, poreuse, qui recouvre les barbes renvoie les radiations bleues de la lumière. Les autres radiations passent dans les barbes et sont absorbées par le pigment noir de la mélanine. L'irisation (iridescence) résulte de phénomènes d'interférence des ondes lumineuses causés par l'aplatissement ou l'enroulement des barbules. Un exemple est la variation de couleur selon l'incidence de la lumière du cou et du dos des colibris et des quiescales bronzés. Les schémas de coloration jouent un rôle important dans le camouflage (coloration cryptique, la reconnaissance des espèces et du sexe et dans l'attraction sexuelle).

Les plumes matures sont soumises à usure constante ; aussi sont-elles éliminées et remplacées périodiquement à l'occasion d'un phénomène de **mue**. Le rythme des mues varie selon les taxa. Celui que nous proposons est typique des oiseaux chanteurs de l'Hémisphère Nord. Après l'éclosion, le poussin est couvert de duvet. Les plumes juvéniles remplacent le duvet à la mue juvénile. Une mue postjuvénile fait suite et met en place un plumage similaire à celui de l'adulte. Quand la maturité sexuelle est atteinte, une mue prénuptiale se déroule fin de l'hiver ou début du printemps, avant la saison de reproduction. Une mue postnuptiale, enfin, intervient entre les mois de juillet et d'octobre. Les plumes de vol sont progressivement perdues, selon une séquence particulière de telle sorte que l'oiseau n'est jamais privé de ses facultés de vol durant les périodes de mue. Quelques oiseaux font toutefois exception : les canards, les foulques, les râles qui se cachent alors dans l'herbe épaisse des marais.

## *Le squelette*

Les os de la plupart des oiseaux ont un poids léger, mais sont cependant très solides. Certains d'entre eux, comme l'humérus (os du membre antérieur), sont creusés de grands espaces remplis d'air, mais sont soutenus par des traverses internes qui augmentent la robustesse

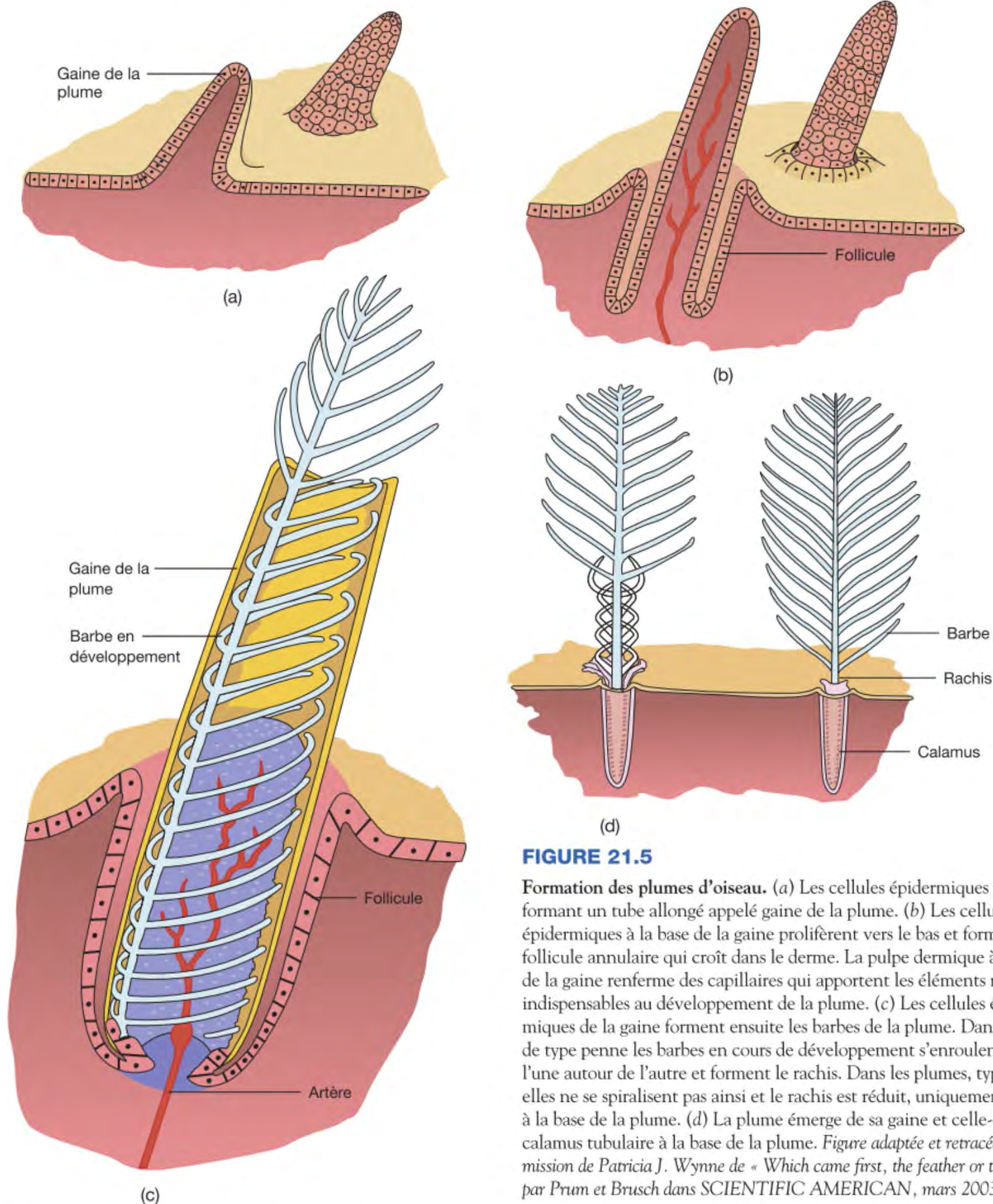



**FIGURE 21.5**

**Formation des plumes d'oiseau.** (*a*) Les cellules épidermiques prolifèrent, formant un tube allongé appelé gaine de la plume. (*b*) Les cellules épidermiques à la base de la gaine prolifèrent vers le bas et forment un follicule annulaire qui croît dans le derme. La pulpe dermique à l'intérieur de la gaine renferme des capillaires qui apportent les éléments nutritifs indispensables au développement de la plume. (*c*) Les cellules épidermiques de la gaine forment ensuite les barbes de la plume. Dans les plumes de type penne les barbes en cours de développement s'enroulent en spirale l'une autour de l'autre et forment le rachis. Dans les plumes, type plumule, elles ne se spiralisent pas ainsi et le rachis est réduit, uniquement présent à la base de la plume. (*d*) La plume émerge de sa gaine et celle-ci forme le calamus tubulaire à la base de la plume. *Figure adaptée et retracée avec la permission de Patricia J. Wynne de « Which came first, the feather or the bird ? » par Prum et Brusch dans SCIENTIFIC AMERICAN, mars 2003, pp. 87-89.*

(Figure 21.6). (Les ingénieurs tirent avantage du même principe. Ils ont découvert qu'une poutre creuse et à traverses est plus solide qu'une poutre pleine de même poids). Les oiseaux ont aussi un nombre réduit d'os du crâne ainsi qu'un bec, léger et kératinisé qui remplace les dents. L'exigence de légèreté des os pour le vol est contrecarrée par d'autres impératifs chez certains oiseaux. Par exemple, quelques oiseaux aquatiques (les plongeons par exemple) ont des os denses, ce qui permet de réduire la flottabilité lors de la plongée.

Les membres impliqués dans le vol ne peuvent pas intervenir dans d'autres activités, la manipulation des matériaux pour la construction des nids ou la nutrition des jeunes. Le bec, le cou flexible et les pattes les remplacent. Les vertèbres cervicales ont des surfaces d'articulation en forme de selles offrant une grande liberté au mouvement. De plus, la première vertèbre cervicale (atlas) a un seul point d'articulation avec le crâne (condyle occipital) d'où une grande mobilité rotationnelle de la tête par rapport au cou (beaucoup d'oiseaux sont capables de tourner complètement la tête, de lui faire décrire un cercle complet N. d. T.). (La présence d'un seul condyle est aussi une caractéristique que les oiseaux partagent avec les autres reptiles). Cette remarquable flexibilité fait que le bec et le cou fonctionnent comme un cinquième membre.

La ceinture pelvienne, la colonne vertébrale et les côtes sont renforcées pour le vol. La région thoracique de la colonne vertébrale contient les côtes qui s'attachent aux vertèbres thoraciques. La plupart des côtes portent, postérieurement, un processus ou apophyse uncinée qui s'appuie sur la côte suivante et renforce la cage



## Que savons-nous sur l'évolution de la plume ?

La séquence des évènements qui jalonne le développement de la plume est parallèle à l'évolution de la plume chez les théropodes dinosauriens. Les premières plumes, comme celles trouvées chez le *Sinosauropteryx*, étaient plutôt petites et tubulaires. Les plumules ont probablement évolué avant les pennes parce que, dans leur développement, le rachis est formé par la fusion des barbes. Des plumes de petite taille et en touffes sont présentes chez *Sinosauropteryx* et d'autres théropodes. Des pennes symétriques sont trouvées dans les fossiles de *Caudipteryx* et d'autres théropodes. Enfin, des plumes asymétriques similaires aux plumes de vol sont visibles chez *Microraptor*. Les données moléculaires apportent des arguments en faveur de la séquence évolutive proposée ici. Le développement de la plume est contrôlé par les gènes Hox d'une façon comparable à celle qui se déroule dans le développement du membre et des doigts (*voir Chapitre 18, Aperçus évolutifs*). Le développement de la plume est contrôlé par une séquence d'évènements génétiques dans laquelle chacun d'eux dépend de celui qui précède. Ces évènements génétiques sous-tendent la séquence évolutive qui assura les transitions des plumes tubulaires aux plumules, puis aux pennes. Des changements minimes dans le pattern d'expression des gènes Hox ont pu être responsables de la séquence évolutive qui a conduit aux différents types de plumes.

thoracique (Figure 21.6*a*). (Les apophyses uncinées sont aussi présentes sur les côtes de la plupart des reptiles ce qui vient à l'appui de leur ascendance commune). La région lombaire fait suite à la région thoracique. Le **synsacrum** résulte de la fusion des vertèbres thoraciques postérieures, de toutes les vertèbres lombaires et sacrées et des premières vertèbres caudales. Une telle fusion crée une région rigide qui aide au maintien de la posture de vol, mais qui supporte efficacement les membres postérieurs lors de l'atterrissage, le saut et la marche sur terre. Les vertèbres caudales postérieures sont soudées en un **pygostyle**, qui sert de support aux plumes de la queue, importantes dans la direction du vol (ces plumes portent le nom de rectrices N. d. T).

Le sternum de la plupart des oiseaux porte une grande crête médiane au niveau de laquelle s'insèrent les muscles du vol (cet appendice porte le nom de bréchet ; parce qu'il rappelle la carène ou quille d'un bateau, les oiseaux qui en sont pourvus forment l'ensemble des Carinates ; on leur oppose les Ratites, comme l'autruche, qui n'en ont pas, N. d. T.). Le sternum est fermement attaché au reste du squelette axial par les côtes. Les deux clavicules sont soudées ventralement en une **furcula** (fourchette). La furcula attache la ceinture pectorale au sternum et constitue un site supplémentaire d'ancrage des muscles du vol.

Les appendices des oiseaux ont aussi été modifiés. Certains os des appendices antérieurs ont été perdus ou ont fusionné et sont des points d'attachement des plumes de vol. Les membres postérieurs sont mis en jeu dans le saut, la marche, la course et pour se percher. Les tendons de perche vont des doigts à l'arrière de l'articulation du genou vers les muscles de la jambe. Quand l'articulation est pliée, lors de l'atterrissage sur un perchoir, la tension au niveau des tendons augmente et le pied sert le perchoir (Figure 21.6*b*). Cette façon automatique de s'agripper permet à l'oiseau de demeurer perché durant son sommeil. Les muscles de la patte augmentent la tension dans les tendons lorsqu'un aigle, par exemple, tient un poisson dans ses serres.

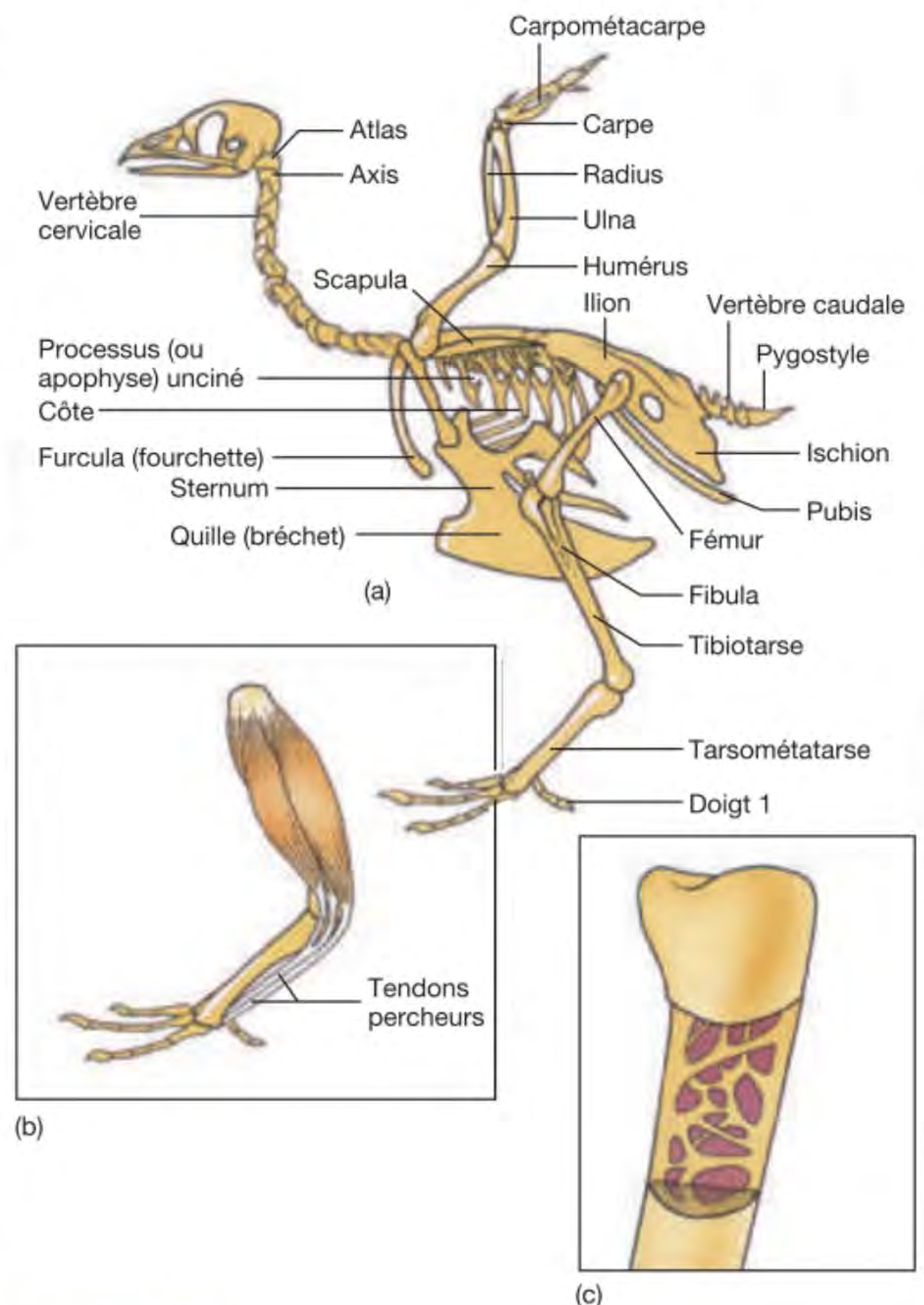



**FIGURE 21.6**

**Squelette de l'oiseau.** (*a*) Squelette d'un pigeon. (*b*) Les tendons percheurs vont des doigts à la base de l'articulation du genou et leur contraction permet au pied de s'agripper et serrer le perchoir. (*c*) Structure interne de l'humérus. Noter les espaces aériens dans cet os pneumatisé.

### *Muscles*

Les muscles les plus volumineux et les plus forts de la majorité des oiseaux sont les muscles du vol. Ils s'attachent au sternum et aux clavicules et courent jusqu'à l'humérus. Les muscles sont adaptés

pour le vol. Ils doivent se contracter rapidement et se fatiguer très lentement. Ils ont de nombreuses mitochondries et produisent de grandes quantités d'ATP pour fournir l'énergie requise pour le vol, particulièrement lors des migrations sur de longues distances. La poule domestique est élevée pour les quantités importantes de muscles (« viande blanche ») dont les êtres humains se nourrissent, mais qui sont peu adaptés pour le vol, car les fibres qu'ils renferment, bien que pouvant se contracter rapidement, renferment peu de mitochondries et sont peu irriguées.

## Vol

Les ailes d'oiseau sont adaptées à différents types de vol. Toutefois, indépendamment de la façon dont l'oiseau prend son envol, plane ou pratique un vol battu, les mécanismes mis en jeu pour rester en l'air sont similaires. Les ailes des oiseaux sont **des surfaces portantes**. Le bord antérieur est plus épais que le bord postérieur. La face supérieure est légèrement convexe et la face opposée est plate ou légèrement concave. La vitesse de l'air est plus élevée sur la face supérieure que sur la face inférieure. La pression de l'air est donc plus faible sur la face supérieure que sur la face inférieure et cette différence de pression crée une force ascensionnelle (Figure 21.7*a*). La force ascensionnelle (portance) doit être supérieure au poids du corps et les forces qui propulsent l'oiseau vers l'avant doivent prendre l'avantage sur la force de freinage ou traînée que le déplacement dans l'air occasionne. L'augmentation de l'angle que le bord d'attaque de l'aile fait avec l'air (angle d'attaque) augmente la portance. Si cet angle, toutefois, est trop élevé, le flux d'air sur la face supérieure de l'aile devient tourbillonnant et la force ascensionnelle diminue rapidement (Figure 21.7*b*). La turbulence est réduite si l'air peut rapidement s'écouler à travers des fentes ou des rainures situées sur le bord d'attaque de l'aile. Le rainurage des plumes aux extrémités de l'aile et la présence d'une alule sur son bord antérieur réduisent la turbulence. L'**alula** est un groupe de petites plumes supporté par les os du doigt médian. Durant l'envol, l'atterrissage et le vol en l'air, l'angle d'attaque augmente et l'alule est élevée (Figure 21.7*c*). Durant le vol plané et rapide, l'angle d'attaque diminue et les plumes sont serrées.

La partie distale de l'aile génère la majeure partie de la force propulsive du vol. Parce qu'elle est éloignée de l'articulation de l'épaule, la région distale se déplace plus loin et plus vite que la région proximale de l'aile. Durant la phase d'abaissement (coup d'aile vers le bas, qui produit la force), le bord d'attaque de la partie distale de l'aile est légèrement incliné et crée une poussée comparable à celle que crée un avion à hélice (Figure 21.7*d*). Lors de la phase d'élévation (coup d'aile vers le haut, coup de récupération), la partie distale de l'aile est orientée vers le haut pour limiter la résistance. Les plumes d'une aile se chevauchent de telle sorte que, lors de la phase d'abaissement, l'air presse et serre les plumes et peu d'air passe entre elles, ce qui augmente à la fois les forces ascensionnelle et propulsive. Lors de l'élévation, les ailes se replient légèrement à l'intérieur. Les plumes se séparent un peu, de l'air passe entre elles et la résistance est réduite.

La queue d'un oiseau joue de nombreux rôles durant le vol : intervention dans l'équilibre, rôle de gouvernail pour la direction et frein. Elle amplifie la force ascensionnelle créée dans le vol à faible vitesse. Dans le cas du vol horizontal, le déploiement des plumes rectrices entraîne le surélèvement de l'arrière du corps et la plongée de la tête pour la descente. Le resserrement des plumes a l'effet opposé. L'inclinaison de la queue sur le côté fait tourner l'oiseau. Quand un oiseau atterrit, la queue s'incline vers le bas et assure le freinage. La région caudale intervient dans d'autres fonctions que le vol. Les plumes des mâles de certaines espèces – le colibri et l'euplecte à

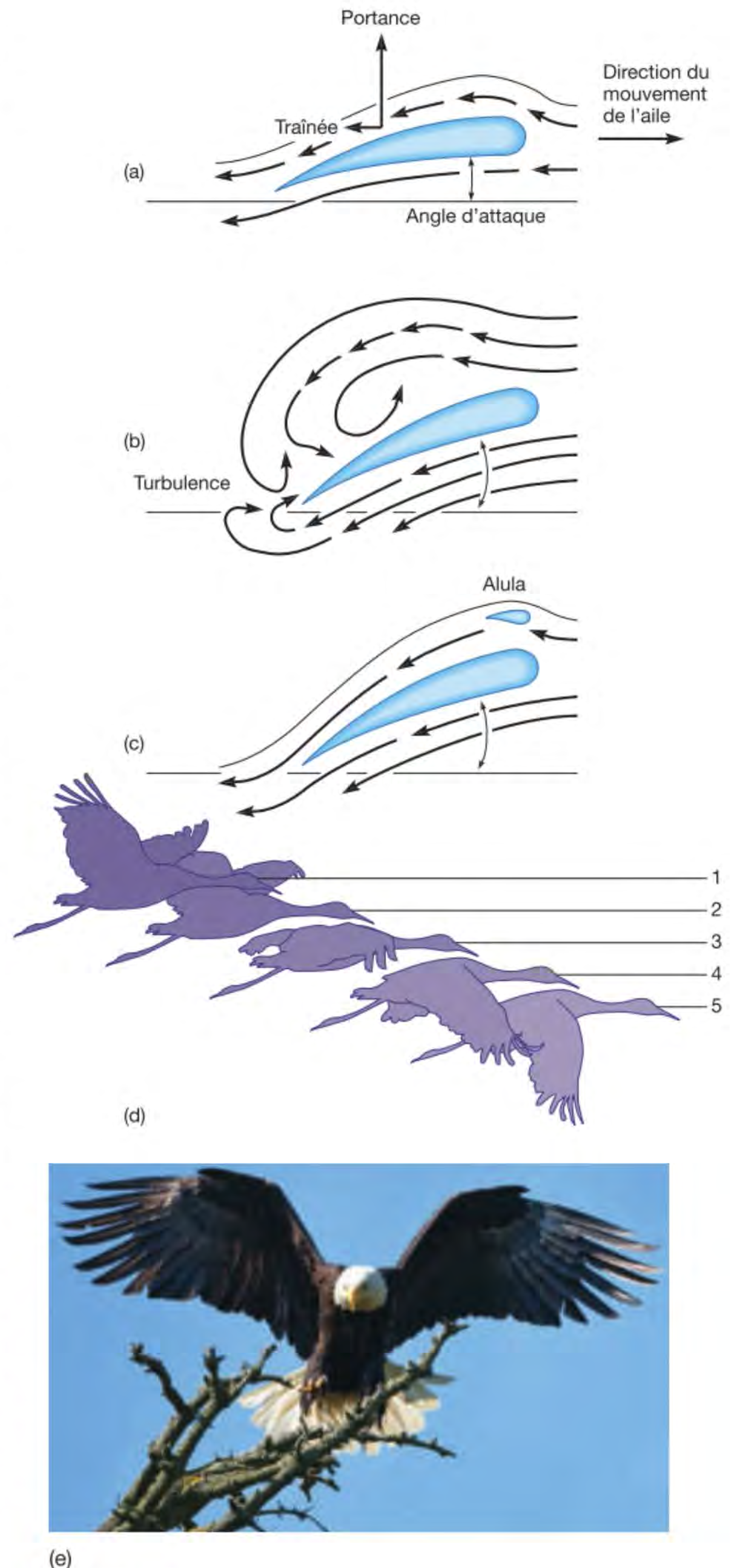



**FIGURE 21.7**

**Mécanismes du vol de l'oiseau.** (*a*) L'aile d'un oiseau agit comme une surface portante. L'air qui passe au-dessus de l'aile va plus loin et plus vite que celui qui passe dessous, créant ainsi une poussée verticale et une force d'ascension (portance). (*b*) L'augmentation de l'angle d'attaque augmente la portance mais également la turbulence. (*d*) Orientation de l'aile durant un mouvement de descente. (*e*) Noter l'alula sur les ailes de cet aigle chauve ou pyrargue à tête blanche (*Haliaeetus leucocephalus*) atterrissant sur son perchoir.

longue queue par exemple – sont très colorées et ornementées, attirent les femelles et favorisent le succès de la reproduction.

Les types de vol pratiqués diffèrent entre les oiseaux ou, chez le même oiseau, selon les moments. Dans le vol plané, l'aile est stationnaire et l'oiseau perd de l'altitude. L'oiseau aquatique utilise ce type de vol pour atterrir. Le vol battu, qui génère la puissance pour le vol, est le type de vol le plus commun. Des variations dans la forme de l'aile et le mode de battement conduisent à des différences spécifiques dans la vitesse et la manoeuvrabilité. Le vol plané permet aux oiseaux de rester en suspension dans l'air avec une faible consommation d'énergie. Les ailes sont stationnaires et l'oiseau utilise les courants d'air ascendants pour gagner de l'altitude. Les faucons, vautours et autres oiseaux planeurs sont fréquemment observés disposés en cercles le long des vallées de montagnes, descendant pour prendre de la vitesse puis remontant et prendre de l'altitude. Lorsque l'oiseau ralentit et commence à perdre de l'altitude, il descend à nouveau. Les ailes de beaucoup de planeurs sont élargies, terminées par des rémiges qui ménagent des fentes entre elles pour assurer le maximum de manœuvrabilité dans le déplacement à faible vitesse. Les oiseaux de mer planeurs, comme les albatros et les frégates, ont des ailes longues et étroites (finesse de la voilure) qui confèrent une poussée verticale élevée pour une traînée minimale à grandes vitesses, mais qui compromettent la manoeuvrabilité lors de l'envol et de l'atterrissage. Les colibris exécutent le vol vibré. Ils font du sur place et leurs ailes sont mues vers l'arrière et vers l'avant dans un plan horizontal (50 à 80 battements par seconde) de manière à rester immobiles, suspendus, en face d'une fleur qu'ils butinent. Dans leurs mouvements les ailes décrivent un 8. Elles se retournent sur elles-mêmes et la poussée est générée à la fois par les deux faces des ailes.


**Video**
**Buse de Harris**

## Nutrition et système digestif

La plupart des oiseaux ont des appétits voraces ! Cela assure une activité métabolique élevée, support de l'endothermie et de la possibilité de vol. Par exemple, les colibris se nourrissent de façon constante dans la journée. Malgré de hauts niveaux de consommation de nourriture, ils ne peuvent pas maintenir un tel métabolisme toute la nuit et peuvent entrer en torpeur, avec diminution de la température du corps et du rythme respiratoire, jusqu'à ce qu'ils se nourrissent à nouveau dès le matin.

Les becs d'oiseau et les langues sont modifiés et adaptés à diverses habitudes nutritives et sources de nourriture (Figures 21.8 et 21.9). Par exemple, la langue d'un pic est garnie de barbillons pour extraire les asticots de l'écorce des arbres (*voir Figure 27.6d*). Les suceurs de sève fouillent les trous des arbres et mettent en jeu leur langue semblable à une brosse pour lécher la sève et l'accumuler dans ces trous. Les colibris et autres nectarivores ont une langue tubulaire avec laquelle ils pompent le nectar. Les becs des oiseaux sont utilisés pour la prise de nourriture, le nettoyage, la construction des nids, les parades nuptiales et la défense. Le cou, la tête et



**FIGURE 21.8**

**Vol d'oiseau et adaptations à la prise de nourriture.** Ce colibri à la gorge rouge (*Archilochus colubris*) vole en stationnant devant la fleur dont il prend le nectar. Les becs des colibris sont adaptés à la profondeur et la courbure des fleurs dont ils extraient le nectar. Le colibri à gorge rouge, toutefois, est un généraliste qui se nourrit du nectar d'environ 30 espèces différentes de fleurs. Il est présent dans l'est de l'Amérique du nord, le sud du Canada et l'Amérique centrale.



(a)



(b)



(c)

**FIGURE 21.9**

**Quelques spécialisations des becs d'oiseaux.** (*a*) Le bec de l'aigle chauve (*Haliaeetus leucocephalus*) est spécialisé pour déchirer les proies. (*b*) Le bec épais et puissant de ce cardinal (*Cardinalis cardinalis*) craque les graines dures. (*c*) Le bec du flamant (*Phoenicopterus ruber*) filtre la nourriture de l'eau dans une position de capture tête en bas. De grandes soies bordent les mandibules supérieure et inférieure. Tandis que l'eau est aspirée dans le bec, les grandes particules sont filtrées et laissées à l'extérieur. À l'intérieur du bec des algues minuscules et des animaux se déposent sur des soies de petite taille. La langue les récupère et les malaxe avant qu'ils ne soient avalés.

le bec fonctionnent comme un cinquième appendice. Les modifications du bec répondent à des spécialisations fonctionnelles chez de nombreuses espèces. Par exemple, le bec d'un aigle est modifié pour déchirer la proie, celui du cardinal pour casser les graines, celui du flamant pour extraire la nourriture de l'eau.

Chez beaucoup d'oiseaux, un diverticule de l'œsophage ou jabot, est un organe de stockage qui leur permet d'ingérer de grandes quantités de nourriture localement abondante. Ils peuvent alors rechercher la sécurité tout en digérant leur repas. Le jabot des pigeons produit le « lait de pigeon », une sécrétion à goût de fromage qui résulte de la prolifération et de la desquamation de l'épithélium. Les jeunes pigeons (pigeonneaux) en sont nourris jusqu'à ce qu'ils soient capables de manger des graines (jusqu'au seizième jour après l'éclosion, nourriture fournie par régurgitation N. d. T.). Chez les jaseurs du cèdre, les vautours et les oiseaux de proie (rapaces), l'œsophage remplit la même fonction de stockage. Les jabots sont moins développés chez les oiseaux qui se nourrissent d'insectes parce qu'ils se nourrissent le jour et la nourriture est clairsemée.

L'estomac de l'oiseau est subdivisé en deux régions. Le proventricule sécrète le suc gastrique qui entame la digestion (Figure 21.10) (c'est l'estomac « glandulaire » encore appelé ventricule succenturié N. d. T.). Le ventricule (ou gésier) a des parois musculaires qui usent par frottement et qui broient les graines et d'autres matériaux durs. Les oiseaux engloutissent du sable et des cailloux qui aident au broyage des aliments. La plus grosse partie de la digestion et de l'absorption se réalise dans le petit intestin, aidée par les sécrétions du pancréas et du foie. Une paire de caeca peut aboutir à la jonction entre les petit et gros intestins. Ce sont des sacs aveugles contenant des bactéries symbiotiques qui participent à la digestion de la cellulose. Les oiseaux éliminent habituellement les éléments indigestibles par le cloaque ; les chouettes, toutefois, forment des pelotes d'os, de poils et de plumes qu'elles éjectent du ventricule par la bouche (pelotes de réjection N. d. T.). Accumulées dans ou autour des nids elles sont très utiles pour l'étude des habitudes alimentaires de ces rapaces.

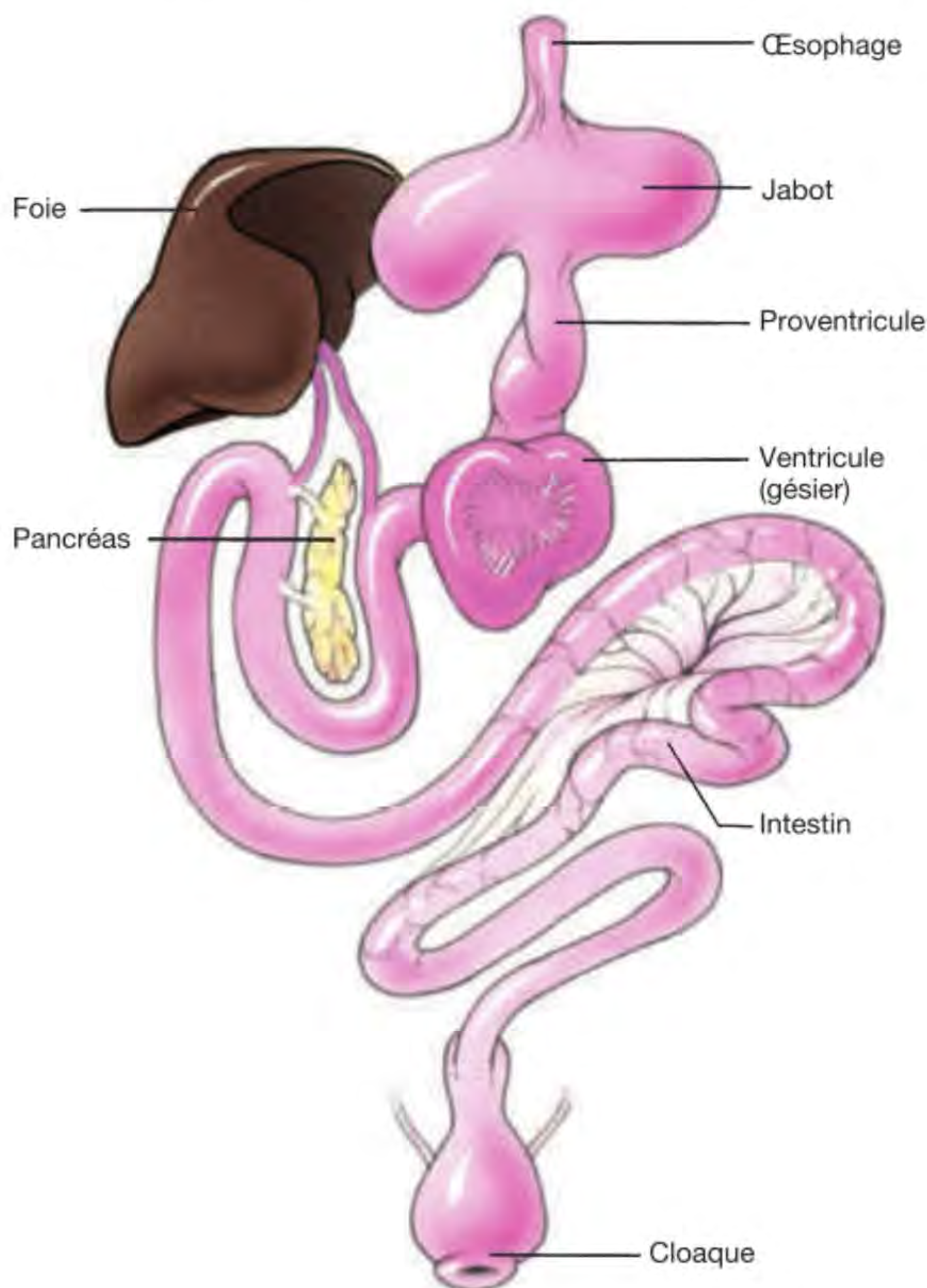



**FIGURE 21.10**

**Système digestif d'un pigeon.** Les oiseaux ont des taux de métabolisme très élevés qui requiert un apport alimentaire quasi constant.

Les oiseaux sont souvent associés pour la recherche de la nourriture. Ces groupements ont, toutefois, quelque chose d'artificiel, car les habitudes alimentaires changent au cours de la vie, d'un stade à un autre, mais changent également en fonction de la nourriture disponible. Les robins (rouges-gorges), par exemple, mangent des vers et d'autres invertébrés, quand ils sont abondants, mais, en hiver, changent de régime et se rabattent sur les baies.

Dans certains cas, les habitudes alimentaires des oiseaux les mettent en conflit avec les intérêts de l'homme. Les dommages causés aux vergers et aux semences se chiffrent en millions de dollars chaque année. Les rassemblements, l'habitude de se percher de certains oiseaux, comme les étourneaux européens et les carouges à épaulettes, concentrent des millions d'individus dans des habitats localisés, où ils dévastent les champs de semences. Le problème est aggravé avec les pratiques récentes des monocultures qui favorisent et encouragent de vastes rassemblements.

Les oiseaux de proie ont un impact très limité sur les populations de volailles et de gibiers à plumes et sur les pêches commerciales. Malheureusement, l'impression fausse qu'ils sont à l'origine de pertes significatives a conduit les hommes à les empoisonner ou à leur tirer dessus.

## Circulation, échanges gazeux et régulation de la température

Le système circulatoire des oiseaux diffère de celui des reptiles par le fait que le cœur est complètement compartimenté avec quatre chambres, deux oreillettes et deux ventricules, entraînant une séparation complète des circuits systémique et pulmonaire. Cette séparation empêche le mélange du sang oxygéné avec celui qui l'est moins. Dans l'évolution des vertébrés, la taille du sinus veineux décroît progressivement. C'est une chambre séparée, chez les poissons, les amphibiens, les tortues et qui reçoit le sang du système veineux. Chez les autres reptiles, il se réduit à un groupe de cellules dans l'oreillette droite qui sert de pacemaker pour le cœur. Chez les oiseaux, le sinus veineux persiste aussi sous cet aspect. Le cœur d'oiseau est relativement volumineux (plus de 2,4 % du poids total du corps) et il bat rapidement. Un rythme à plus de 1 000 battements par minute est un record révélé chez le colibri en état de stress. Les oiseaux de grande taille ont un cœur relativement plus petit que celui des oiseaux de taille moindre. Le rythme cardiaque d'une autruche, par exemple, varie entre 38 et 176 battements par minute. Un cœur de taille relativement importante, un rythme cardiaque élevé et une séparation complète du sang très oxygéné de celui qui l'est moins, sont des adaptations importantes qui assurent la circulation des grandes quantités de sang que l'endothermie et le vol requièrent.

## Échanges gazeux

Le système respiratoire des oiseaux est très complexe et efficace. Il comprend les narines externes qui conduisent aux voies de passage nasales et au pharynx. Os et cartilage supportent la trachée. Une boîte vocale spéciale, appelée **syrinx**, est localisée à l'endroit

où la trachée se divise en bronches. Les muscles de la syrinx et les bronches, ainsi que les caractéristiques de la trachée, produisent les vocalisations des oiseaux. Les bronches débouchent sur un système complexe de sacs aériens qui occupent une part importante du corps et se prolongent dans certains os du squelette (Figure 21.11*a*). Les sacs aériens et les bronches se connectent aux poumons. Les poumons des oiseaux sont constitués de tubes d'air appelés **parabronches.** Des capillaires aériens de 10 mm de diamètre, ramifications des parabronches, sont associés aux lits de capillaires et leurs zones d'accolement forment les surfaces d'échanges des gaz.

Inspiration et expiration dépendent de l'augmentation et de la diminution du volume du thorax et de l'expansion et compression alternatives des sacs aériens durant le vol et d'autres activités. Durant la respiration, le mouvement du sternum et des côtes antérieures comprime les sacs aériens thoraciques. Les études cinématographiques aux rayons X des étourneaux Européens montrent que la contraction des muscles du vol déforme la furcula. L'alternance distorsion et recul favorisent la compression et l'expansion des sacs aériens.

Il faut deux cycles ventilatoires pour déplacer un volume donné d'air au travers du système respiratoire d'un oiseau. Au cours de la première inspiration, l'air s'engage dans les sacs aériens abdominaux. En même temps, l'air déjà présent dans les poumons se déplace dans les sacs aériens thoraciques au travers des parabronches (Figure 21.11*b*, cycle 1). Durant l'expiration, l'air dans les sacs aériens thoraciques quitte le système respiratoire et celui présent dans les sacs abdominaux s'engage dans les parabronches (Figure 21.11*c*). À la seconde inspiration (Figure 21.11*b*, cycle 2), l'air est dirigé dans les sacs aériens thoraciques pour être expulsé au cours de l'expiration qui suit.

En raison du taux de métabolisme élevé associé au vol, les oiseaux ont une consommation d'oxygène plus importante que celle de n'importe quel autre vertébré. Quand les autres tétrapodes inspirent et expirent, l'air entre et sort des voies de conduction en un simple cycle d'aller-retour. La ventilation (la phase inspiratoire, plus précisément) est interrompue durant l'expiration et de « l'air mort » reste dans les poumons (les voies de conduction constituent un « espace anatomique mort » N. d. T.). Dans le système respiratoire unique des oiseaux et la dualité structuro-fonctionnelle sacs aériens et parabronches, le mouvement de l'air riche en oxygène est unidirectionnel et continu durant l'inspiration et l'expiration. Il n'y a pas d'air mort ou sa quantité est très réduite par rapport à celle des autres vertébrés.

Le système d'échanges gazeux des oiseaux est plus efficace que celui de n'importe quel autre tétrapode. En plus de répondre à l'exigence métabolique, un tel système explique probablement pourquoi les oiseaux peuvent vivre et voler à très hautes altitudes, là où la pression partielle de l'oxygène est basse. Au cours de leurs migrations les oies à tête barrée survolent les pics de l'Himalaya à 9 200 mètres d'altitude. L'homme qui grimpe en montagne ressent les premiers symptômes du mal des montagnes vers 2 500 m et doit avoir avec lui une réserve d'oxygène en bouteille.

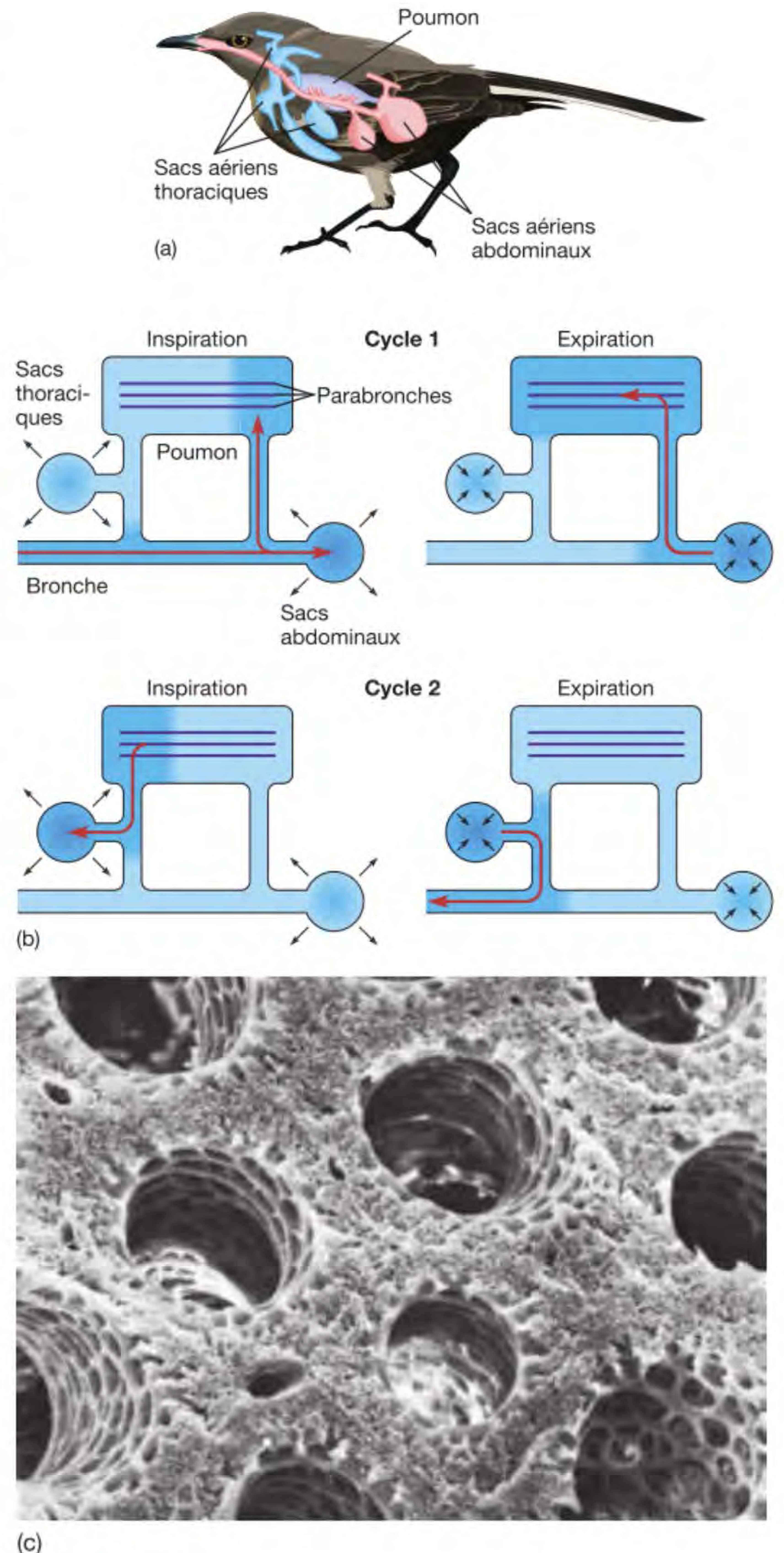



**FIGURE 21.11**

**Système respiratoire d'un oiseau.** (*a*) Sacs aériens branchés sur l'arbre respiratoire. (*b*) Flux de l'air durant l'inspiration et l'expiration. L'air s'écoule dans les parabronches durant l'inspiration et l'expiration à la fois. (*c*) Micrographie des parabronches observées au microscope électronique à balayage.

## *Thermorégulation*

Les oiseaux maintiennent une température interne entre 38 °C et 45 °C. Les températures extrêmes léthales sont inférieures à 32 °C et supérieures à 47 °C. Par temps froid, un oiseau au repos hérisse ses plumes de manière à augmenter l'isolation thermique en augmentant la couche d'air (air mort) comprise dans son plumage. Il plonge aussi le bec dans les plumes pour diminuer la perte de chaleur par le tractus respiratoire. Les parties les plus exposées du corps sont les pieds et les tarses qui n'ont ni muscles charnus ni irrigation importante. Les températures, à ces extrémités, peuvent descendre très bas sans geler afin de prévenir toute déperdition de chaleur. Un échange de chaleur à contre-courant entre le sang artériel chaud qui va vers l'extrémité du membre et le sang veineux froid qui en revient contrôle en la limitant la perte de chaleur au

niveau des pieds. La chaleur retourne au reste du corps avant d'atteindre les extrémités et être émise dans l'environnement (*voir Figure 28.5b*). Frissonner génère aussi de la chaleur par grand froid. L'augmentation du métabolisme pendant les mois d'hiver entraîne une demande supplémentaire de nourriture.

Certains oiseaux peuvent tomber en torpeur lorsque les nuits sont froides et leur température corporelle chute. Chez les engoulevents, par exemple, elle peut passer de 40 °C à environ 16 °C en même temps que le rythme respiratoire devient très ralenti.

L'activité musculaire durant le vol produit de grandes quantités de chaleur que les oiseaux dissipent en haletant. La perte de chaleur par évaporation au niveau du plancher buccal est amplifiée par un tressaillement des parois vasculaires de cette région.

## Systèmes nerveux et sensoriel

Une souris, dans l'obscurité de la nuit, trottine sur le plancher d'une grange. Une chouette, perchée, en haut sous la soupente, tourne la tête vers les bruits légers que font les petits pas. Alors que ces bruits sont remplacés par ceux que font les dents qui rongent et grattent un sac de nourriture, la chouette plonge sur sa proie (Figure 21.12). Les extrémités cannelées des plumes de vol rendent l'approche de la chouette imperceptible à la souris et la chouette utilise pour se guider les oreilles et non les yeux. Les chouettes des granges localisent leurs proies et les capturent avec succès, dans plus de 75 % des cas. Cette capacité est un exemple des nombreuses adaptations sensorielles des oiseaux.



**FIGURE 21.12**

**Chouette des granges (*Tyto alba*).** Un sens de l'audition aigu et de grands yeux qui assurent une excellente vision nocturne permettent à la chouette des granges de trouver sa proie malgré l'obscurité de la nuit.

Le cerveau antérieur des oiseaux est plus volumineux que celui des reptiles suite au développement des hémisphères cérébraux, plus précisément des corps striés, noyaux de substance grise. Ces derniers sont impliqués dans l'apprentissage visuel, la prise de nourriture, les parades nuptiales et la nidification. Un organe pinéal sur le toit du cerveau antérieur stimule le développement de l'ovaire et régule d'autres fonctions influencées par l'alternance jour et nuit. Le tectum optique (toit du cerveau moyen), joue, avec le corps strié, un rôle important dans l'intégration des fonctions sensorielles. Le cerveau moyen reçoit aussi les afférences sensorielles en provenance des yeux. Comme chez les reptiles, le cerveau postérieur comprend le cervelet et la moelle prolongée, qui interviennent, respectivement, dans la coordination des activités motrices et la régulation des rythmes cardiaque et respiratoire.

La vision est un sens important pour la plupart des oiseaux. La structure de leurs yeux est similaire à celle des yeux des autres vertébrés, mais la taille relative par rapport au corps est plus importante (*voir Figure 19.15*). Les yeux sont généralement aplatis antéro-postérieurement, mais ceux des oiseaux de proie sont proéminents suite au bombement de leur cornée. Les oiseaux ont un système unique de double accommodation : par modification de la courbure du cristallin grâce à des structures de même type que chez les reptiles, mais, en plus, déformation possible de la cornée sous l'effet de la contraction des muscles ciliaires. Cette mise au point double et quasi instantanée permet au balbuzard pêcheur et à d'autres oiseaux de proie de fixer le poisson au cours de leur descente brève et étonnamment rapide.

La rétine de l'œil d'oiseau est épaisse et renferme des cônes et des bâtonnets. Les bâtonnets sont actifs pour des intensités lumineuses faibles alors que l'excitation des cônes l'est pour des intensités élevées (les cônes sont moins sensibles à la lumière que les bâtonnets N. d. T.). Les cônes sont particulièrement concentrés (1 000 000/mm$^2$) à un point focal appelé fovéa. Contrairement à d'autres vertébrés, certains oiseaux ont deux fovéas (double vision). L'une, située au centre de la rétine (se trouve sur l'axe optique, fovea centralis N. d. T.), parfois appelée « fovéa de recherche » est utilisée pour la vision monoculaire. La deuxième fovéa est sur le bord postérieur de la rétine (fovea temporalis N. d. T.). Elle fonctionne avec la fovéa postérieure de l'autre œil et permet la vision binoculaire. Elle est appelée « fovéa de poursuite », car la vision binoculaire assure la perception de la profondeur, qui est nécessaire pour la capture de la proie. Les termes de « recherche » et « poursuite » ne signifient pas que seuls les oiseaux de proie ont deux fovéas. D'autres oiseaux utilisent la fovéa de « recherche » pour observer le paysage au-dessous d'eux pendant le vol et la fovéa de « poursuite » lorsque la perception de la profondeur donc de la distance est nécessaire, pour l'atterrissage sur une branche par exemple.

La position des yeux sur la tête influence également le degré de vision binoculaire (Fig.21.13). Les pigeons ont des yeux situés bien en arrière sur les côtés de la tête, leur offrant un champ de vision monoculaire de près de 360° mais un champ de vision binoculaire étroit. Ils n'ont pas à poursuivre la nourriture (grain) et leur vaste champ monoculaire leur permet de repérer les prédateurs quand ils sont en train de picorer sur le sol. Les faucons et les chouettes ont les yeux très en avant. Cette position augmente le champ de vision binoculaire au détriment du champ de vision monoculaire.

Comme les reptiles, les oiseaux ont une membrane nictitante qui peut être tirée sur l'œil pour le nettoyer ou le protéger.

L'olfaction joue apparemment un rôle mineur dans la vie des oiseaux. Des narines externes s'ouvrent près de la base du bec, mais l'épithélium olfactif est pauvrement développé. Font exception les vautours comme les urubus à tête rouge (vautours du Nouveau

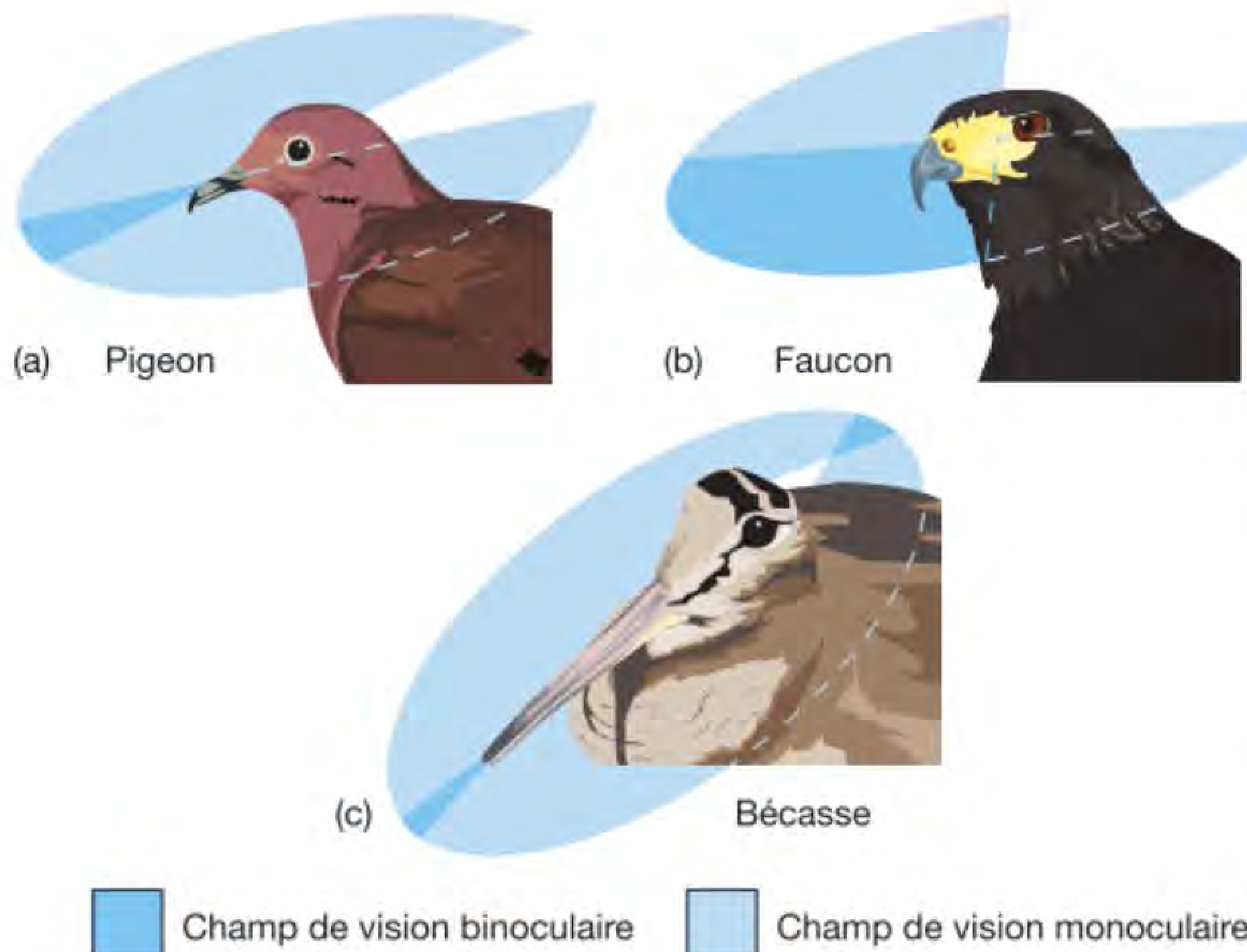



**FIGURE 21.13**

**Vision des oiseaux.** Les champs de vision (*a*) d'un pigeon, (*b*) d'un faucon et (*c*) d'une bécasse. Les bécasses ont les yeux localisés très postérieurement et ont un champ de vision binoculaire étroit en avant et en arrière. Elles peuvent voir les prédateurs qui tournent en cercle au-dessus d'elles tandis qu'elles explorent la boue avec leur long bec.

Monde connus sous les noms de buses, buzzards ou buses dindes) qui localisent, par l'odeur qu'elles dégagent, leurs proies mortes et en décomposition (leur comportement alimentaire est celui de charognards N. d. T.).

L'audition, par contre, est un sens très développé chez les oiseaux. Des plumes souples et délicates appelées auriculaires couvrent l'ouverture de l'oreille externe. L'organisation de l'oreille moyenne et de l'oreille interne est similaire à celles des reptiles. La sensibilité de l'oreille des oiseaux (100 à 15 000 Hz) est comparable à celle de l'oreille humaine (16 à 20 000 Hz).

## Excrétion et osmorégulation

Les oiseaux et les reptiles font face aux mêmes exigences excrétrices et osmorégulatrices. Comme les reptiles, les oiseaux excrètent de l'acide urique qui est temporairement stocké dans le cloaque. L'eau est aussi réabsorbée au niveau du cloaque. L'acide urique, comme cela a déjà été écrit, conserve l'eau et permet le développement de l'embryon dans les environnements terrestres. En plus, certains oiseaux ont des glandes à sel supraorbitales, qui débouchent dans la cavité nasale et drainent l'excès de chlorure de sodium vers l'extérieur par les narines. Elles sont particulièrement importantes chez les oiseaux marins qui boivent del'eau de mer et se nourrissent d'invertébrés dont les tissus renferment de grandes quantités de sel. Les glandes à sel sécrètent le sel en solutions deux à trois fois plus concentrées que les autres fluides du corps. Ces glandes compensent donc l'incapacité des reins à concentrer les sels dans l'urine.

## Reproduction et développement

Les activités sexuelles des oiseaux ont été observées avec plus d'attention que dans les autres groupes d'animaux. Ces activités concernent la délimitation des territoires, la recherche des partenaires, la construction des nids, l'incubation des œufs et la nutrition des jeunes.

Tous les oiseaux sont ovipares. Les gonades sont localisées dans la région abdominale dorsale, à proximité des reins. Les testicules sont pairs et des tubules contournés (canaux déférents) conduisent le sperme au cloaque. Un élargissement des tubules, en vésicule séminale, constitue un site de stockage temporaire et de maturation des spermatozoïdes avant l'accouplement. Les testicules augmentent de volume pendant la saison de reproduction. À l'exception de certains oiseaux aquatiques (les canards et les cygnes N. d. T.) et des autruches, les oiseaux n'ont pas d'organe copulateur et le sperme est transféré par contact des cloaques lorsque le mâle monte brièvement sur la femelle.

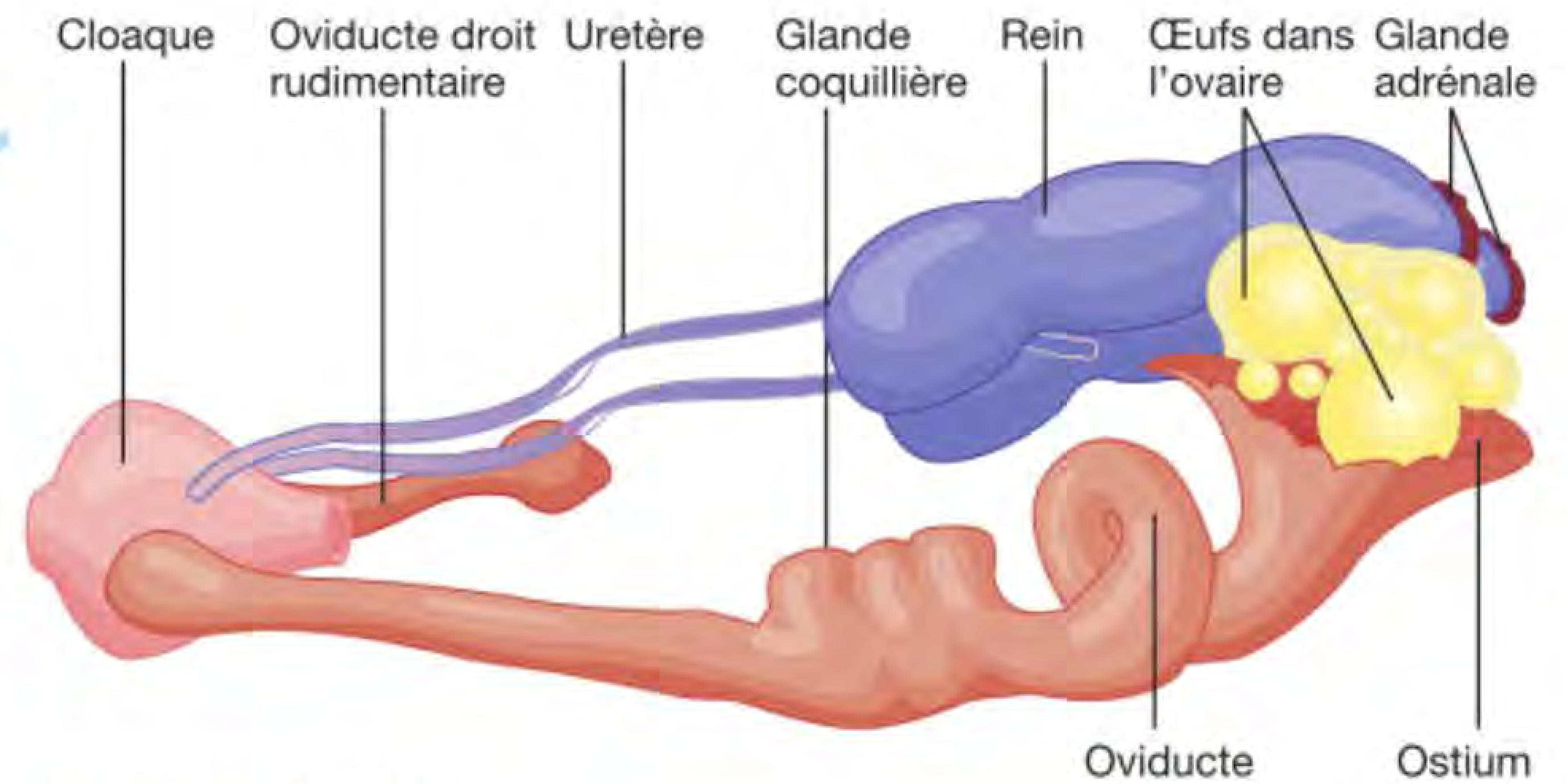



**FIGURE 21.14**

**Système urogénital d'un pigeon femelle.** L'ovaire et l'oviducte droits sont rudimentaires chez la plupart des oiseaux.

Chez les femelles deux ovaires se différencient durant le développement, mais généralement, seul l'ovaire gauche se développe pleinement (Figure 21.14). L'ouverture en forme d'entonnoir de l'oviducte (ostium) enveloppe l'ovaire et reçoit les œufs (ovules) après l'ovulation. L'ovule est fécondé dans les portions supérieures du tractus et l'albumen, sécrété par la région glandulaire de l'oviducte, entoure progressivement l'œuf au cours de son passage. Une glande coquillière, localisée dans la partie basse de l'oviducte, dépose la coquille. L'oviducte s'ouvre dans le cloaque.

Beaucoup d'oiseaux établissent des territoires avant l'accouplement. Bien que la taille et la fonction des territoires varient grandement selon les espèces, ce sont avant tout des aires qui permettent aux oiseaux de s'accoupler sans interférence possible. Ce sont les sites de nidification ainsi que les lieux où les ressources nutritives des adultes et des jeunes sont présentes. Les oiseaux en période de reproduction défendent leur territoire et expulsent les intrus de même sexe et de même espèce. Les comportements agressifs et menaçants sont communs, mais les combats réels sont rares.

L'accouplement peut suivre l'attraction du partenaire dans le territoire. Par exemple, les pics mâles tambourinent sur les arbres pour attirer les femelles. Les mâles des gélinottes huppées battent des ailes sur des troncs d'arbres couchés et produisent des bruits qui peuvent être entendus à plusieurs miles. Les grues exécutent des danses nuptiales assez complexes avec petits pas, révérences et sauts. L'accouplement intervient quand le partenaire signale, par un appel ou une posture, qu'il est prêt. Il se déroule rapidement, mais de façon répétée pour assurer la fécondation de tous les œufs qui seront déposés.

Les oiseaux, dans leur ensemble, sont **monogames**. Un mâle s'accouple avec une femelle pendant la saison de reproduction. Certains (cygnes, oies sauvages, aigles) sont unis pour la vie. Les accouplements fréquents renforceraient les liens. La monogamie est générale quand les ressources sont largement et également réparties et qu'un oiseau ne peut pas contrôler l'accès à ces ressources. La monogamie est aussi avantageuse dans le sens où les deux parents

peuvent participer à la construction du nid et prendre soin de la progéniture. Un parent incube et protège les œufs et les poussins, tandis que l'autre part à la recherche de la nourriture.

Certains oiseaux sont **polygynes**. Les mâles s'accouplent avec plus d'une femelle et les femelles prennent soin des œufs et des poussins. Ce mode de polygamie a tendance à se rencontrer chez les espèces dont les jeunes sont moins dépendants à l'éclosion et dans les situations où une distribution inégale des ressources peut attirer plusieurs femelles sur une aire de reproduction relativement réduite. Les tétras des prairies sont polygynes et les mâles paradent dans des groupes appelés leks. Dans les leks, les mâles qui occupent la position centrale sont préférés et attirent la majorité des femelles (mâles dominants N. d. T.) (Figure 21.15).

Quelques espèces sont **polyandres** et les femelles s'accouplent avec plus d'un mâle. Par exemple, les femelles du chevalier gravelé sont plus grandes que les mâles et établissent leurs territoires qu'elles défendent contre les autres femelles. Elles déposent les œufs pour chaque mâle qu'elles attirent et qui construit un nid dans leur territoire. Si un mâle perd ses œufs par prédation, la femelle les remplace. La polyandrie se caractérise donc par une production d'œufs supérieure à celle des accouplements monogames. On pense qu'elle est avantageuse quand la nourriture est abondante, mais, à cause de la prédation et d'autres menaces, les chances de succès des jeunes éclos sont faibles. La construction du nid commence habituellement après la formation du couple. C'est la femelle qui, généralement, initie ce comportement instinctif. Un petit nombre d'oiseaux ne construisent pas de nid. Les manchots empereurs, par exemple, se reproduisent sur la neige ou la glace de l'Antarctique où aucun matériau n'est disponible. L'œuf unique qui est pondu est incubé sur la palmure du pied (du mâle principalement), serré dans un repli de la peau abdominale.

## *Activités de nidification*

Le comportement de nidification est propre à chaque espèce. Certains oiseaux choisissent leurs sites éloignés de ceux des autres membres de l'espèce alors que d'autres nichent groupés, en communautés. Le comportement prévisible de nidification a, malheureusement, conduit à l'extinction de certaines espèces d'oiseaux.

Le groupe d'œufs déposés et les poussins produits par une femelle forment une **couvée**. La taille des couvées varie. La plupart des oiseaux incubent leurs œufs et certains ont une plaque incubatrice dépourvue de plumes et richement vascularisée (*voir Figure 25.13*) contre laquelle les œufs sont gardés à une température comprise entre 33 °C et 37 °C. Les oiseaux tournent les œufs régulièrement de manière à empêcher l'adhérence des membranes embryonnaires à la coquille et la déformation de l'embryon. Les adultes de certaines espèces aspergent d'eau les œufs de manière à les refroidir et les humidifier. Le pluvier égyptien prélève l'eau dans des sites très distants et la maintient dans les plumes de la poitrine. La période d'incubation dure de 10 à 80 jours et dépend de la taille de l'œuf et du degré de développement du juvénile à l'éclosion. Un ou deux jours avant l'éclosion, le jeune introduit la tête dans la chambre à air de l'extrémité élargie de l'œuf, gonfle ses poumons et commence à respirer. L'éclosion intervient lorsque le jeune perce la coquille à l'aide d'une dent kératinisée (le diamant N. d. T.) temporairement présente à l'extrémité de la mâchoire supérieure puis se débat pour se libérer.

À l'éclosion, certains oisillons sont faibles, peu développés, incapables d'être autonomes alors que d'autres sont indépendants. Ceux de la première catégorie sont entièrement dépendants des



**FIGURE 21.15**

**Parade nuptiale.** Un tétras des prairies mâle (*Tympanuchus cupido*) paradant dans un lek.



(a)



(b)

**FIGURE 21.16**

**Poussins altriciaux et précoces.** (*a*) Un merle Américain (*Turdus migratorius*) nourrissant sa nichée. Les merles ont des poussins altriciaux, faibles et non autonomes à l éclosion. (*b*) Le pluvier (*Charadrius vociferus*) a des poussins précoces recouverts de duvet et capables de se déplacer.

parents qui les nourrissent ; ils sont dits **altriciaux** (L. *altricialis*, nourrir) ou nidicoles N. d. T.) et sont souvent nus, dépourvus de duvet. Ils doivent être nourris en permanence, car l'endothermie n'est pas encore assurée. Ils grandissent rapidement et, quand ils quittent le nid, ont à peu près la taille des parents. Les merles d'Amérique pèsent 4 à 6 g à l'éclosion et quittent le nid 13 jours plus tard avec un poids de 57 g. Ceux de la deuxième catégorie, qualifiés de **précoces** (L. *pracoci*, mûr très tôt) (ou nidifuges N. d. T.), sont alertes et très actifs dès l'éclosion (Figure 21.6*b*). Leur corps est recouvert de duvet et ils peuvent marcher, courir, nager et se nourrir par leurs propres moyens même si un parent est généralement à leurs côtés pour les conduire vers la nourriture et les protéger.

Les oisillons nidicoles ont un énorme appétit qui oblige un ou les deux parents à chercher continuellement la nourriture. Ils peuvent consommer chaque jour une quantité de nourriture égale à leur propre poids. Les adultes transportent la nourriture au nid ou régurgitent celle qu'ils stockent dans le jabot ou l'œsophage. Des signaux vocaux ou des motifs colorés sur les becs ou la gorge des adultes déclenchent le réflexe de nourrissage chez les jeunes. Les parents instinctivement déposent la nourriture dans les bouches grandes ouvertes et beaucoup de jeunes éclos ont, sur les bords de la bouche, des dessins ou des taches brillamment colorées qui attirent l'attention des parents. Le premier jeune éclos est nourri en premier – très souvent parce qu'il est plus gros que les autres compagnons de nichée et capable d'étirer son cou plus haut.

La durée de vie des oiseaux est généralement brève. Environ 50 % des œufs déposés produisent des oiseaux qui quittent le nid. En captivité, le potentiel de vie des oiseaux se situe entre 10 et 20 ans. Dans les conditions naturelles, la longévité est beaucoup plus courte. Le merle américain vit en moyenne 1,3 an et la mésange à tête noire moins d'un an. La mortalité est élevée la première année suite à l'attaque des prédateurs et aux conditions atmosphériques pas toujours clémentes.

## Migration et navigation

Il y a plus de 20 siècles, Aristote décrivait des oiseaux qui migraient pour échapper au froid de l'hiver ou à la chaleur de l'été. Il avait l'impression fausse que certains oiseaux disparaissaient l'hiver parce qu'ils hibernaient alors que d'autres se transformaient en d'autres espèces (transmutation). On sait maintenant que certains oiseaux migrent sur de très grandes distances. Les zoologistes modernes étudient le rythme des migrations, la nature des stimuli qui les déclenchent ainsi que les routes suivies et les modalités de la navigation sur de vestes espaces de terre ou d'eau.

La **migration** (selon le sens employé ici) fait référence au voyage aller-retour entre les aires de reproduction et de non-reproduction. La plupart des migrations sont annuelles avec les aires de nidification dans les régions nordiques et les aires d'hivernage dans le Sud. (La migration est plus prononcée pour les espèces de l'Hémisphère Nord, car 70 % des terres se localisent dans cette partie du globe). Occasionnellement les migrations s'effectuent dans le sens est/ouest ou correspondent à des changements d'altitude (migrations altitudinales). La migration permet aux oiseaux de se soustraire aux conditions extrêmes, de trouver en quantité la nourriture adéquate, mais aussi protection et espace tout le long de l'année.

L'utilisation des ressources influence la migration. Les oiseaux qui migrent passent une partie de l'année dans des régions où l'abondance des ressources dans l'aire de reproduction fluctue d'une saison à une autre, mais où la disponibilité de la nourriture est prévisible. Ces oiseaux migrent vers les régions tropicales en hiver, mais retournent vers une aire de reproduction septentrionale pour profiter pleinement des surplus de ressources du printemps et de l'été. Les oiseaux migrateurs annuels comprennent les gobe-mouches, les grives et les colibris. La migration n'a pas lieu d'être lorsque les ressources dans l'aire de reproduction sont disponibles en abondance tout le long de l'année. Les oiseaux non migrateurs sont qualifiés de résidents. Tels sont les cardinaux, les mésanges bicolores et les pics.

Les oiseaux migrent en réponse à des conditions physiologiques propres à chaque espèce. Des horloges biologiques innées (génétiques) et des facteurs environnementaux conditionnent la préparation de la migration. La photopériode est un important signal migratoire pour de nombreux oiseaux, particulièrement ceux des zones tempérées. Le changement de la photopériode détermine les changements dans le développement des gonades qui servent souvent de stimuli migratoires. L'allongement de la durée du jour au printemps induit le développement de la gonade alors que sa diminution entraîne l'effet inverse et la régression. Chez beaucoup d'oiseaux, le changement de la photopériode induit également le dépôt de lipides qui constituent la réserve énergétique indispensable pour la migration. Le lobe antérieur de la glande pituitaire (adénohypophyse) et la glande pinéale sont les éléments clefs de la voie à l'origine des réponses photopériodiques.

Les modalités de la migration sont également spécifiques. Certains migrateurs sur de longues distances ont une réserve lipidique égale à la moitié du poids de leur corps et font des journées de vol non-stop. D'autres, qui progressent par petites étapes, débutent de bonne heure, mais s'arrêtent fréquemment pour manger et se reposer. Par temps clair, beaucoup d'oiseaux volent à une altitude supérieure à 1 000 m, ce qui réduit la probabilité de heurter des obstacles élevés. Des études récentes ont montré que les martins pourpres pouvaient couvrir plus de 770 km par jour. Beaucoup d'oiseaux suivent des routes de migration très spécifiques (*voir Figure 21.1*).

### Navigation

Les pigeons voyageurs ont été utilisés pendant de nombreuses années comme agents de la poste pour acheminer le courrier. Dans les temps de l'Égypte ancienne et plus récemment pendant la Seconde Guerre mondiale les pigeons véhiculaient les messages en provenance des champs de bataille.

Les oiseaux utilisent deux modes de navigation. La navigation basée sur les itinéraires implique que des points de repère (visuels ou auditifs) d'un voyage aller aient été mémorisés et puissent être utilisés selon une séquence inverse lors du trajet retour. La navigation basée sur la localisation repose sur la faculté de s'orienter dans une direction à partir d'une information fournie par le site d'origine du voyage. Elle implique l'utilisation de repères astronomiques, le soleil (boussole solaire) ou d'autres indices célestes et /ou le champ magnétique terrestre.

Les lentilles des yeux d'oiseaux laissent filtrer la lumière ultraviolette et leurs cellules photoréceptrices y sont sensibles, leur permettant ainsi de s'orienter en utilisant le soleil même par temps nuageux. Ce signal d'orientation porte le nom de boussole solaire. Parce que le soleil se déplace dans le ciel, entre le lever et le coucher, les oiseaux disposent d'une horloge interne qui leur permet de percevoir que le soleil se lève à l'est, qu'il est au-dessus à midi et qu'il se couche à l'ouest. L'horloge biologique des oiseaux migrateurs peut être altérée. Par exemple, des oiseaux prêts pour une migration en direction du nord sont maintenus au laboratoire dans des conditions où le lever du soleil intervient plus tard que dans les conditions naturelles. Quand ils sont lâchés dans la nature, ils volent dans une direction




# ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

## Le pic à face blanche (*Picoides Borealis*)

### Statistiques vitales

**Classification :** Phylum des Chordés, classe des Aves, ordre des Piciformes, famille des Picidés

**Répartition :** Populations fragmentées, isolées dans les forêts de pins du sud des États-Unis (Alabama, Arkansas, Géorgie, Kentucky, Louisiane, Mississipi, Caroline du Nord, Caroline du Sud et Tennessee)

**Habitat :** Peuplements ouverts de pins âgés de 80 à 120 ans

**Nombre restant :** Approximativement 7 500 oiseaux

**Statut :** En danger dans toute son aire de répartition

### Histoire naturelle et statut écologique

Les pics à face blanche ont 18 à 20 cm de long et une envergure alaire de 35 à 38 cm. Ils ont des rayures horizontales blanches et noires sur le dos et leurs joues et les parties inférieures du corps sont blanches (box Figure 21.1). Les mâles ont une petite tache rouge de chaque côté de leur capuchon (ou casquette) noir. Après la première mue qui suit l'éclosion, les jeunes mâles ont une couronne avec une tache rouge au centre. Le régime des pics consiste principalement en insectes et fruits sauvages.

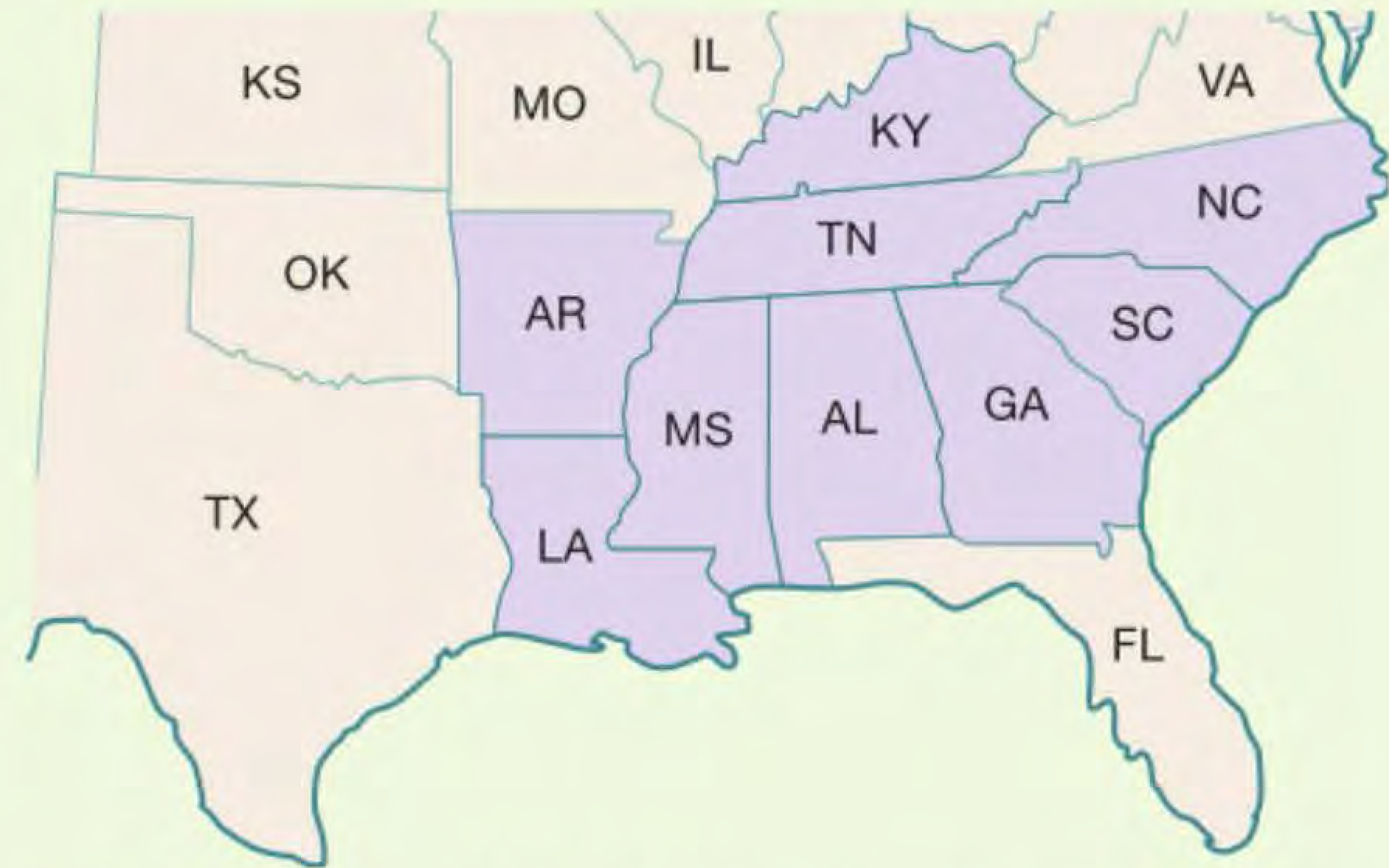



**FIGURE 21.2** Distribution du pic à face blanche (*Picoides borealis*).



**FIGURE 21.1** Pic à face blanche *Picoides borealis*.

Les œufs sont déposés d'avril à juin dans la cavité où perche le mâle reproducteur. Cette cavité constitue le nid. La taille moyenne d'une couvée est de trois à cinq œufs. Le plus souvent, les parents et un ou plusieurs mâles issus des saisons de reproduction précédentes forment une unité familiale appelée un groupe. Un groupe inclut les parents et jusqu'à sept autres oiseaux. L'élevage et l'éducation des jeunes deviennent la responsabilité partagée du groupe (les autres oiseaux du groupe jouent le rôle d'aides).

La distribution des pics à face blanche est étroitement liée à la présence des forêts de pins du sud avec, comme habitats préférés de nidification, des peuplements d'arbres (Figure 21.2) ouverts âgés de 80 à 120 ans. Des peuplements denses ou des bois durs sont généralement évités. Les pics creusent des cavités dans les arbres vivants, habituellement ceux qui sont infectés par un champignon qui produit une maladie connue sous le nom de pourriture rouge du cœur (coeur ou centre de l'arbre qui devient plus souple N. d. T.). L'ensemble des arbres creusés constitue un groupe ou cluster qui comprend de 1 à plus de 20 arbres creusés sur une superficie de 3 à 60 acres. Les arbres qui sont activement creusés exsudent de la résine que les oiseaux récupèrent et gardent pour protéger les cavités contre les serpents de rat (ou couleuvres) ou d'autres prédateurs. Le territoire d'un groupe a en moyenne 200 acres.

Le déclin des populations de pics est principalement dû à la déforestation et la coupe d'arbres de 80 ans ou plus et l'empiétement d'arbres à bois dur. Les recommandations pour la gestion et la protection comprennent différentes mesures : surveillance et évaluation de la situation des populations individuelles et des espèces ; protection et gestion des habitats de nidification et d'alimentation sur les terres fédérales ; encouragement à la protection et la gestion sur les terres privées ; enfin, information et implication du public.

qu'ils perçoivent comme étant le nord, mais qui est en réalité nord-ouest. Les oiseaux migrateurs de nuit peuvent aussi s'orienter à partir du soleil en volant dans le sens du soleil couchant.

Des repères célestes autres que le soleil peuvent être mis à profit pour s'orienter. Les humains reconnaissent que, dans l'Hémisphère Nord, l'étoile Polaire est alignée avec l'axe de rotation de la Terre. L'angle que l'étoile Polaire fait avec l'horizon décroît lorsqu'on se déplace vers l'équateur. Les oiseaux peuvent utiliser une information de ce type pour déterminer la latitude. Des rotations expérimentales d'un ciel artificiel de nuit créé par la voûte d'un planétarium ont altéré l'orientation d'oiseaux placés dans des cages.

Certains zoologistes ont longtemps spéculé sur la faculté des oiseaux à employer des boussoles magnétiques pour s'orienter en détectant le champ magnétique terrestre. Des preuves directes confirmant cette possibilité ont été maintenant apportées. Des pigeons, sur la tête desquels des aimants ont été fixés, sont complètement désorientés. Les rouges-gorges européens et un migrateur nocturne, la fauvette des jardins, s'orientent en utilisant le champ magnétique terrestre. Toutefois, aucun récepteur n'a été révélé ni chez les oiseaux ni chez d'autres animaux. La mise en évidence de magnétite dans la tête et le cou des pigeons ne permet pas d'interpréter les modalités de mise en œuvre de ce « sens magnétique ». D'autres expériences sont nécessaires. Du fer magnétique a été trouvé chez les bactéries et dans une grande variété de tissus animaux. Aucun de ces tissus n'a pu être clairement associé à un « sens magnétique », à l'exception, peut-être, de la glande pinéale des pigeons qui pourrait être impliquée à la fois dans la boussole solaire et les réponses aux variations du champ magnétique.

Il y a une certaine redondance des mécanismes de navigation qui laisse supposer que, selon les circonstances, les oiseaux utilisent des sources d'information différentes pour s'orienter.

### Synthèse de la section 21.2

Le corps des oiseaux est recouvert de deux types de plumes. Les pennes forment les surfaces aérodynamiques. Les plumules comprennent les plumes de duvet qui assurent l'isolation. Il y a de nombreuses modifications du squelette en relation avec le vol. Certains os sont creusés de larges espaces aérifères et sont solidifiés par des traverses internes. De nombreuses vertèbres cervicales forment un cou très flexible. D'autres modifications aident à maintenir le squelette dans une position de vol et servent de points d'attache pour les muscles et les plumes. Les ailes d'oiseau constituent des surfaces portantes et leurs mouvements créent une poussée verticale (force ascendante) et la propulsion vers l'avant. Les oiseaux sont endothermes avec un taux de métabolisme élevé, conséquence d'une consommation et d'une digestion rapide de la nourriture. Les poumons d'oiseaux sont structurés autour de parabronches, qui assurent un échange efficace des gaz, selon un mouvement unidirectionnel de l'air à travers les surfaces d'échanges. Le cerveau antérieur des oiseaux est volumineux et les oiseaux font beaucoup appel à la vision et à l'audition. Les oiseaux sont ovipares et les femelles n'ont qu'un ovaire. La plupart des oiseaux sont monogames, mais d'autres sont polygynes ou polyandres. Les jeunes éclos altriciaux (ou nidicoles) sont faibles et dépendants des parents pour leur croissance. Les jeunes qualifiés de précoces (ou nidifuges) sont alertes et capables de se nourrir par leurs propres moyens. Les oiseaux migrent pour se soustraire aux conditions climatiques extrêmes et trouver nourriture, abri et espace tout le long de l'année. Les oiseaux s'orientent en utilisant deux modes de navigation, celle qui est basée sur des repères topographiques de l'itinéraire et celle qui est basée sur des repères astronomiques à partir du site initial de localisation.

***En quoi le vol est-il plus compliqué qu'un simple battement d'ailes ?***

## Résumé

**21.1 Perspective évolutive**

Les oiseaux sont membres du lignage archosaurien. Les fossiles des dinosaures à plumes et des oiseaux éteints – *Archeopteryx*, *Sinornis* et *Eoalularis* – montrent des affinités reptiliennes et apportent des preuves concernant l'origine du vol.

**21.2 Pressions évolutives**

Les plumes interviennent dans le vol, l'isolation thermique, la reconnaissance des sexes et l'imperméabilisation. Les plumes sont permanentes, mais périodiquement renouvelées par mues.

Le squelette est léger, mais rendu plus rigide par la fusion des os. Les oiseaux utilisent le cou et le bec comme un cinquième appendice.

Les ailes sont des surfaces portantes qui provoquent l'ascension. L'inclinaison de l'aile durant le battement génère la force propulsive. Les vols plané, battu et stationnaire sont pratiqués par différentes espèces d'oiseaux ou par la même, mais à des moments différents.

Les oiseaux ont des régimes alimentaires variés comme en témoigne la structure du bec et du tractus digestif.

Le cœur des oiseaux a deux oreillettes et deux ventricules. Le rythme cardiaque élevé et le flux sanguin sont en relation avec le taux élevé du métabolisme qui les caractérise.

Le système respiratoire des oiseaux assure un mouvement d'air unidirectionnel, pratiquement constant au travers des surfaces respiratoires.

Les oiseaux sont des endothermes qui maintiennent une température élevée du corps grâce à l'isolation thermique assurée par les plumes et les dépôts de lipides.

Le développement des corps striés élargit les hémisphères cérébraux des oiseaux. La vision est le sens le plus important des oiseaux.

Les oiseaux sont ovipares. Les activités en relation avec la reproduction concernent l'établissement et la défense des territoires, les parades nuptiales et la construction des nids.

Un parent ou les deux incubent les œufs ; un parent ou les deux nourrissent les jeunes. Les poussins altriciaux (nidicoles) sont très faibles à l'éclosion alors que les poussins précoces sont vifs et alertes.

La migration permet à certains oiseaux d'éviter les climats extrêmes et d'assurer tout le long de l'année nourriture, abri et espace. La photopériode est le signal migratoire le plus important. Les oiseaux utilisent les modes de navigation basés sur l'itinéraire et la localisation.

## Questions de révision sur les concepts

1. Endothermie, plumes et vol sont des caractéristiques uniques des reptiles aviaires.
   a. Vrai
   b. Faux
2. Les types de plumes qui suivent sont des plumules utilisées pour l'isolation thermique d'un oiseau.
   a. Plumes de vol
   b. Plumes de contour
   c. Plumes de duvet
   d. Pennes
3. Le petit crochet qui relie les barbules adjacentes des pennes, gardant le plumage ferme et lisse porte le nom de :
   a. Rachis
   b. Calamus
   c. Hamule
   d. Vane
4. Laquelle des structures suivantes est une modification du squelette qui permet à l'oiseau de maintenir sa position en vol ?
   a. Pygostyle
   b. Furcula
   c. Alula
   d. Synsacrum
5. Le proventricule d'un oiseau
   a. stocke la nourriture avant sa digestion.
   b. sécrète le suc gastrique.
   c. broie la nourriture (gésier).
   d. est un organe d'absorption des produits de la digestion.

## Questions d'analyse et d'application

1. Les oiseaux sont parfois appelés les « reptiles glorieux ». Montrez en quoi les décrire ainsi est approprié.
2. Quelles sont les adaptations des oiseaux en relation avec l'endothermie ? Pourquoi l'endothermie est-elle importante pour les oiseaux ?
3. Les oiseaux, sans exception, sont ovipares. Pourquoi pensez-vous que cela est vrai ?
4. Quels sont les avantages qui compensent la grande dépense énergétique que requiert la migration ?
5. De quelles façons les avantages et les désavantages de la monogamie, de la polygynie et de de la polyandrie peuvent-ils être mis en relation avec l'abondance et l'utilisation de la nourriture ou d'autres ressources ?



# 22

# Mammifères : amniotes synapsides

## Plan du chapitre



## 22.1 Perspective évolutive

### Compétences à acquérir

1. Décrire les caractéristiques des membres de la classe des Mammifères.
2. Évaluer l'importance des deux évènements d'extinction massive dans l'évolution des mammifères actuels.

Le registre des fossiles qui documente l'origine des mammifères à partir des ancêtres reptiliens est très complet et relativement non controversé. Il a été utilisé pour tester plusieurs théories sur la macroévolution (*voir Chapitre 4*), dont il a confirmé la validité. Le début de l'ère tertiaire, il y a environ 70 millions d'années, a été le point de départ de « l'âge des mammifères ». Il a coïncidé avec l'extinction de beaucoup de lignages reptiliens, qui a permis la radiation adaptative des mammifères. Trouver les racines des mammifères, toutefois, nécessite de retourner en arrière, de remonter le temps jusqu'au carbonifère donc 320 millions d'années, quand la branche synapside du lignage des amniotes a divergé de la branche reptilienne. Les séries de fossiles sont concluantes – le lignage synapside fut le premier, parmi les amniotes, à se diversifier dès 320 millions d'années (*voir Figure 20.3*). Les synapsides devinrent rapidement très divers et largement répandus. Ils furent les animaux volumineux dominants sur terre pendant plus de 100 millions d'années, de la fin du carbonifère au permien.

Les caractéristiques des mammifères ont progressivement évolué sur une période de 200 millions d'années (Figure 22.1). La plupart des informations connues sur les premiers synapsides concernent les caractéristiques du squelette. Les autres traits mammaliens comme les poils (pelage), les glandes mammaires et l'endothermie ne sont pas bien ou pas du tout conservés. Les premiers synapsides avaient une démarche lourde et étaient probablement ectothermes. Les grandes voiles qui surmontaient certains, comme *Dimetrodon* (Figure 22.2*a*), leur permettaient probablement d'élever leur température corporelle après une nuit froide. Ces voiles ont montré de façon évidente que les premiers synapsides étaient dépourvus de poils. Ils étaient, pense-t-on, ovipares donc pratiquaient l'oviposition. Certains étaient herbivores ; d'autres montraient des adaptations du squelette en relation avec un comportement efficace de prédateur.

Les dents antérieures de la mâchoire supérieure étaient grandes et séparées des dents postérieures par un intervalle dans lequel se positionnaient les dents antérieures de la mâchoire inférieure quand la bouche était fermée. Le palais était arqué, ce qui renforçait la mâchoire supérieure et permettait à l'air de passer au-dessus d'une proie maintenue dans la bouche.

Au Permien moyen, d'autres synapsides ont émergé avec succès. Ils formaient un groupe diversifié connu sous le nom de thérapsides. Certains étaient des prédateurs, d'autres des herbivores. Chez les prédateurs, les dents, de grande taille, étaient rassemblées sur le devant de la bouche pour tenir et déchirer les proies. Les dents postérieures étaient réduites en taille et en nombre. Les mâchoires de certains thérapsides étaient allongées et généraient une force de morsure puissante quand elles étaient fermées. Les dents des thérapsides herbivores étaient de type mammifère. Dans certains cas, les dents antérieures et postérieures étaient séparées par un grand espace, appelé diastème. La surface des dents



**FIGURE 22.1**

**Classe des Mammifères.** Le déclin des reptiles dominants, il y a environ 70 millions d'années, a permis aux mammifères de se répandre dans des habitats diurnes initialement occupés par les dinosaures et d'autres reptiles. Les poils (pelage), l'endothermie et les glandes mammaires sont les caractéristiques des mammifères. Le gorille des plaines (*Gorilla graueri*, ordre des Primates) est montré ici.

postérieures portait des tubercules ou cuspides et avait des bords tranchants, probablement utilisés pour fragmenter les tissus végétaux. Contrairement aux autres synapsides, les thérapsides tenaient leurs membres postérieurs directement sous le corps et les déplaçaient parallèlement au grand axe du corps. Des variations dans la taille et la forme des côtes laissent supposer que le tronc était subdivisé en thorax et abdomen et que la mécanique respiratoire était similaire à celle des mammifères.

À environ 240 millions d'années, la plupart des thérapsides qui connaissaient un grand succès disparurent lors d'un évènement d'extinction massive intervenu à la limite du Permien et du Trias (frontière permio-triasique) et consécutifs à de gigantesques éruptions volcaniques en Sibérie. Seuls ont survécu quelques thérapsides cynodontes, parmi lesquels *Cynognathus* (*voir Figure 22.2b*). Pendant ce temps, toutefois, le lignage amniote reptilien (diapside) avait aussi émergé (*voir Figure 20.3*). Les archosauriens (dinosaures, crocodiles et éventuellement les oiseaux) ont également survécu à l'extinction et devinrent les animaux de grande taille dominants dans les paysages de l'ère mésozoïque qui prit fin à environ 65 millions d'années. Les cynodontes diminuèrent de taille (de la taille d'une souris à celle d'un chat domestique), menèrent une vie nocturne et ressemblèrent de plus en plus aux mammifères. La petite taille, l'apparition des poils et de l'endothermie furent sélectionnées en même temps que les précurseurs des mammifères exploitaient des niches qui n'étaient pas occupées par les dinosaures de grande taille et les petits reptiles diurnes (L. *diurnalis*, journalier ; actifs le jour) qui vivaient en même temps. Les autres caractéristiques des mammifères évoluèrent au cours du jurassique. Les dents se spécialisèrent pour favoriser une nutrition rapide. Des changements intervinrent également dans la structure de l'oreille moyenne et des régions du cerveau impliquées dans l'audition et l'olfaction. Le fait que la plupart des mammifères n'ont pas de vision des couleurs renforce l'idée que les premiers mammifères menaient une vie nocturne. Les premiers « vrais mammifères » sont apparus au jurassique. (Ce qu'est un « vrai mammifère » est encore débattu et cette distinction n'est pas importante pour la majorité des taxonomistes). Des poils bien préservés ont été découverts dans des fossiles datant de 160 millions



(a)



(b)

**FIGURE 22.2**

**Synapsides prémammaliens.** (*a*) Le *Dimetrodon* était un synapside de 3 m de long. Il se nourrissait probablement aux dépens d'autres reptiles et d'amphibiens. La grande voile était un signe de reconnaissance et une structure thermorégulatrice. (*b*) Le *Cynognathus* fouillait dans les petits animaux dont il se nourrissait, un peu comme un blaireau fait aujourd'hui. L'animal, de la taille d'un blaireau, était un cynodonte appartenant à l'ordre des Thérapsides, le groupe à partir duquel les mammifères ont émergé au milieu du Trias.

d'années. Au cours du mésozoïque les populations de mammifères se sont diversifiées, avec 300 genres représentés qui n'étaient toutefois pas particulièrement abondants. Des données moléculaires et les fossiles laissent supposer que les représentants des 18 ordres actuels étaient déjà sur terre à la fin du mésozoïque.

À environ 65 millions d'années une autre extinction massive intervint – probablement causée par l'impact d'un astéroïde en Amérique centrale. Les dinosaures, beaucoup d'oiseaux anciens et d'autres taxa disparurent, mais quelques-uns des premiers mammifères survécurent et traversèrent cette seconde crise biologique dans l'histoire des synapsides. La crise Crétacé-Tertaire leur permit de poursuivre la diversification engagée au cours du mésozoïque et d'envahir les niches préalablement occupées par les dinosaures. L'ère tertiaire devint « l'âge des mammifères ».

## Synthèse de la section 22.1

Les mammifères sont caractérisés par la présence de glandes mammaires ; de poils ; d'un diaphragme ; de trois ossicules (ou osselets)

dans l'oreille moyenne ; de glandes sudoripares, sébacées et à sécrétions odoriférantes ; d'un cœur à quatre cavités et d'un cortex cérébral développé. Ils font partie du lignage des amniotes synapsides qui a divergé il y a environ 320 millions d'années. Les ancêtres des mammifères actuels ont survécu à deux crises, à deux extinctions massives, à 240 puis 65 millions d'années. La disparition des dinosaures lors de la deuxième crise a permis aux mammifères survivants de se diversifier en occupant les niches libérées par les dinosaures. Le début de l'ère tertiaire a marqué le début de « l'âge des mammifères ».

***De quelles façons la disparition des dinosaures offra-t-elle des opportunités évolutives pour les mammifères ? Quelle preuve de cette évolution précoce est visible chez les mammifères actuels ?***

## 22.2 Diversité des mammifères

### Compétence à acquérir

1. Expliquer l'influence que les mouvements des continents ont eue sur l'évolution des Mammifères.

La présence de poils, de glandes mammaires, de dents spécialisées, de trois osselets dans l'oreille moyenne, de l'endothermie et d'autres caractéristiques listées dans le Tableau 22.1 définit les membres de la classe des mammifères (L. *mamma*, sein, mamelle). Il y a environ 5 400 espèces de mammifères dont les tailles varient entre celles de la chauve-souris bourdon (3-4 cm de long, 2 g) et de la baleine bleue (plus de 30 m de long, 180 tonnes). Ce sont les animaux terrestres de grande taille dominants dans tous les continents de la terre, et certains ont étendu leurs habitats dans les océans et dans les airs.

Il y a deux lignées de mammifères actuels (Figure 22.3). La sous-classe des Protothériens (Gr. *protos*, premier + *therion*, bête sauvage) comprend l'infraclasse survivante des Ornithodelphia (Gr. *ornis*, oiseau + *delphia*, lieu de naissance) avec les monotrèmes (Gr. *monos*, un + *trema*, ouverture). Ces noms font référence au fait que les monotrèmes, contrairement aux autres mammifères, ont un cloaque et sont ovipares. Il faut rappeler qu'un cloaque est une ouverture commune pour les produits des appareils excréteur, reproducteur et digestif présente chez tous les autres vertébrés, notamment les amniotes reptiliens. Les six espèces connues de monotrèmes vivent en Australie et en Nouvelle-Guinée (Figure 22.4).

La sous-classe des Thériens a divergé en trois infraclasses à la fin du Crétacé. L'infraclasse des Métathériens (Gr. *meta*, après) est représentée par les marsupiaux. Ils sont vivipares, mais la période de gestation est courte. Une poche incubatrice protectrice, le marsupium ou marsupie, recouvre les mamelles de la femelle. Après la naissance, les jeunes rampent vers le marsupium où ils se nourrissent et complètent leur développement. Les fossiles les plus anciens de marsupiaux ont été mis à jour dans des gisements de Chine datant de 125 millions d'années. Environ 250 espèces de marsupiaux vivent en Australie et en Amérique (Figure 22.4c ; *voir aussi Figure 22.17*).

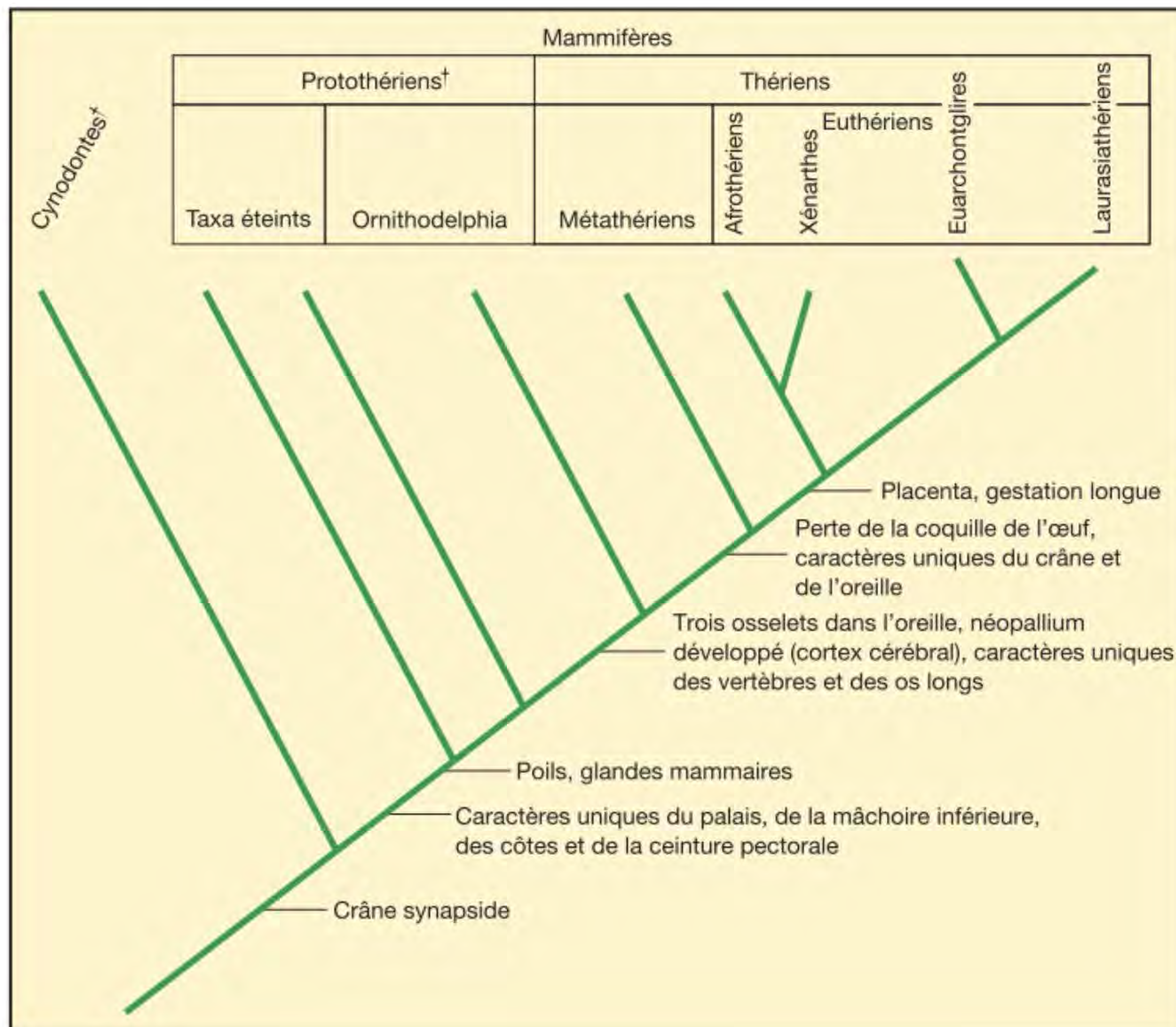



**FIGURE 22.3**

**Phylogénie des Mammifères.** Un cladogramme montrant les relations évolutives parmi les mammifères. Des caractères sélectionnés sont reportés. Les dagues (†) désignent certains taxa éteints. De nombreux groupes éteints ne sont pas mentionnés. Une interprétation récente des relations entre les superordres euthériens est proposée. Les relations évolutives entre les ordres des euthériens sont controversées et donc non représentées.

## TABLEAU 22.1
### Classification des mammifères actuels

**Classe des Mammaliens**
Glandes mammaires ; poils ; diaphragme ; trois osselets dans l'oreille moyenne ; dentition hétérodonte ; glandes sudoripares, sébacées et odoriférantes ; cœur à quatre chambres ; cortex cérébral développé.

**Sous-classe des Protothériens**
Ovipares ; cloaque présent.

**Infraclasse des Ornithodelphiens**
Caractéristiques du crâne qui permettent de distinguer les membres de cette infraclasse. Monotrèmes.

**Sous-classe des Thériens**
Caractéristiques du crâne qui permettent de distinguer les différents membres.

**Infraclasse des Métathériens**
Vivipares ; placenta primitif ; naissance prématurée des jeunes qui sont transportés dans une poche marsupiale sur le ventre de la mère. Marsupiaux.

**Infraclasse des Euthériens***
Placenta complexe ; jeunes qui atteignent un stade avancé de développement avant la naissance. Placentaires.

**Superordre des Afrothériens**

**Ordre des Proboscidés**
Proboscis (trompe) long et musculaire avec un ou deux processus en forme de doigts au sommet ; crâne court avec seconde incisive de chaque côté de la mâchoire supérieure transformée en défense ; six dents jugales présentes dans chaque demi-mâchoire ; les dents font éruption (croissance sur place) selon une séquence allant de l'avant vers l'arrière de telle sorte qu'une dent soit fonctionnelle dans chaque mâchoire. Eléphants d'Afrique et d'Inde.

**Ordre des Siréniens**
Herbivores aquatiques de grande taille dont le poids dépasse 600 kg ; pratiquement dépourvus de poils, à peau épaisse et plissée ; squelette lourd ; membre antérieur en forme de palme et membre postérieur vestigial ; nageoire caudale horizontale présente ; dents sans émail. Lamantins (vaches de mer) (rivières côtières des Amériques et d'Afrique), dugongs (océans pacifique ouest et Indien).

**Superordre des Xénarthres** (ce nom est également utilisé pour désigner l'ordre)

**Ordre des Xénarthres**
Incisives et canines absentes ; dents jugales, lorsque présentes, dépourvues d'émail ; boîte crânienne longue et cylindrique ; membre postérieur à quatre doigts ; membre antérieur à deux ou trois doigts proéminents avec griffes de grande taille ; membres adaptés pour grimper ou creuser ; vertèbres lombaires de type xénarthre . Fourmiliers, paresseux et tatous.

**Superordre des Laurasiathériens**

**Ordre des Eulipotyphylés**
Petits mammifères à museau long, étroit et mobile. Se nourrissent d'insectes et de vers de terre. Initialement, ces animaux étaient inclus dans l'ordre des Insectivores qui comprenait une variété de taxa additionnels, avec les tenrecs et les taupes dorées. Les Insectivores se sont révélés être polyphylétiques. Les tenrecs et les taupes dorées sont maintenant séparés dans l'ordre des Afrosoricidés et le superordre des Afrothériens. Hérissons, vraies taupes, musaraignes.

**Ordre des Chiroptères**
Cosmopolites, mais particulièrement abondants dans les tropiques ; os du bras et de la main allongés et courbés ; membranes de vol (patagiums) sont des replis cutanés tendus des doigts des membres antérieurs aux membres postérieurs ; la plupart sont insectivores mais certains sont mangeurs de fruits, de poisson ou sont hématophages ; le second ordre le plus important des mammifères. Chauve-souris.

**Ordre des Carnivores**
Mammifères prédateurs ; ont généralement un odorat très développé et une boîte crânienne de grande taille ; prémolaires et molaires modifiées en appareil carnassier ; trois paires d'incisives réparties sur les mâchoires supérieure et inférieure, canines bien développées. Chiens, chats, ours, ratons laveurs, visons, lions de mer (otaries), phoques , morses, loutres.

**Ordre des Périssodactyles**
Ont des sabots ; axe de support passe par le troisième doigt. Crâne généralement allongé, molaires et prémolaires de grande taille, principalement brouteurs. (Les Artiodactyles ont aussi des sabots. Artiodactyles et périssodactyles sont des ongulés) (L.*ungula*, sabot). Ongulés à nombre impair de doigts : chevaux, rhinocéros, zèbres, tapirs.

**Ordre des Artiodactyles**
Ont des sabots ; axe de support passe entre les troisième et quatrième doigts ; doigts un, deux et cinq réduits ou perdus ; animaux principalement pâturant et broutant (les porcs font exception). Ongulés à nombre pair de doigts : porcs, hippopotames, chameaux, antilopes, cerfs, moutons, girafes, bovins.

**Ordre des Cétacés**
Hydrodynamiques, pratiquement sans poils, isolés par des couches épaisses de gras (lard) ; pas de glandes sébacées ; membres antérieurs modifiés en palettes natatoires ; membres postérieurs réduits et non visibles extérieurement ; queue munie d'une nageoire horizontale ; narine externe (évent) sur le sommet du crâne. Cétacés dentés (baleines à bec, narvals, cachalots, dauphins, marsouins, orques) ; Cétacés sans dents, baleines à fanons qui se nourrissent par filtration (baleines franches, baleines grises, baleines bleues et baleines à bosse).

**Superordre des Euarchontoglires**

**Ordre des Lagomorphes**
Deux paires d'incisives supérieures ; une paire d'incisives inférieures ; incisives à croissance illimitée et lentement usées par une nourriture à base de végétaux. Lapins, pikas ou ochotones.

**Ordre des Rongeurs**
Ordre le plus important des mammifères ; mâchoires supérieure et inférieure qui portent une paire d'incisives à croissance illimitée. Ecureuils, chipmunks ou tamias, rats, souris, castors, porcs-épics, marmottes, lemmings.

**Ordre des Primates**
Les adaptations des primates sont en relation avec une agilité croissante pour les habitats arboricoles ; omnivores ; dents non spécialisées ; doigts qui saisissent ; membres librement mobiles ; ongles sur les doigts ; cavité nasale réduite ; yeux stéréoscopiques et hémisphères cérébraux développés. Lémures (îles de Madagascar et des Comores), tarsiers (jungles de Sumatra et de l'Est Indien), singes, gibbons et grands apes (apes et hommes).

* Ordres d'euthériens décrits sélectionnés.



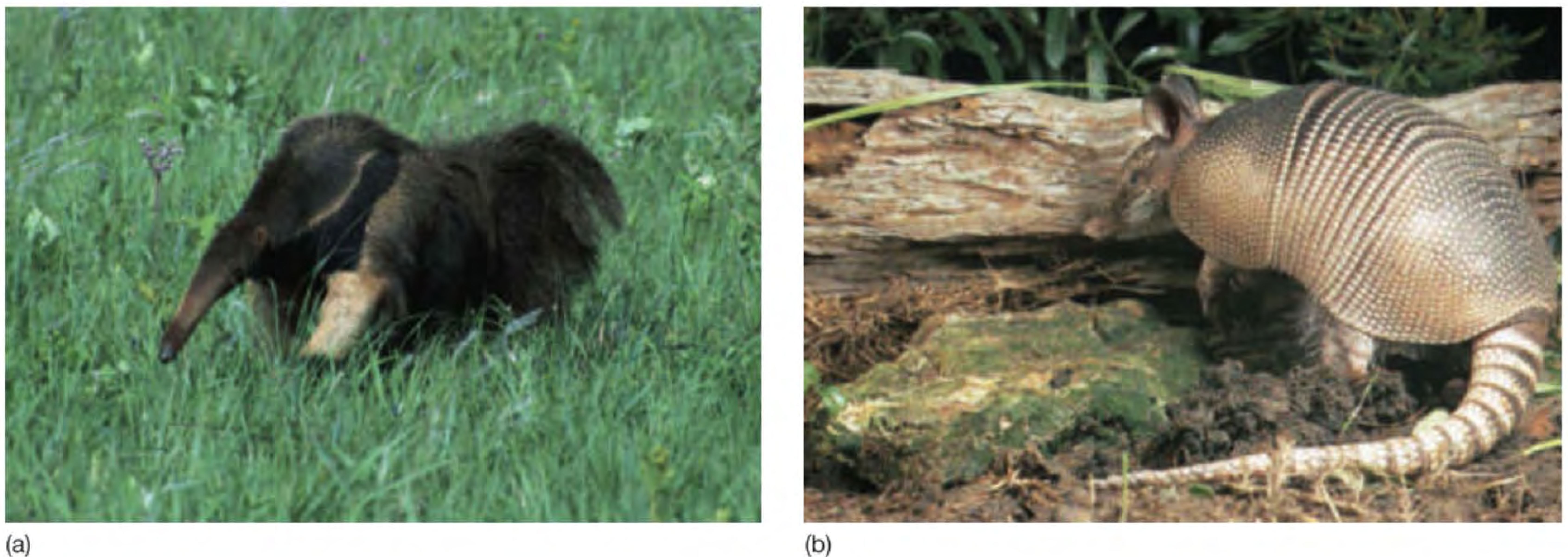
(a)

(b)

(c)

**FIGURE 22.4**

**Représentants des infraclasses mammaliennes des Ornithodelphiens et des Métathériens.** L'infraclasse des Ornitodelphiens : (*a*) Un platypus à bec de canard (*Ornithorhynchus anatinus*). (*b*) Un échidné ou fourmilier épineux (*Tachyglossus aculeatus*). L'infraclasse des Métathériens : (*c*) Le koala (*Phascolarctos cinerus*) vit en Australie et se nourrit de feuilles d'eucalyptus.



(a)

(b)

**FIGURE 22.5**

**Ordre des Xénarthres.** (*a*) Le fourmilier géant (*Myrmecophaga tridactyla*). Les fourmiliers géants n'ont pas de dents. Ils utilisent leurs puissantes pattes antérieures pour ouvrir le nid d'insecte et capturent leurs proies avec leur langue longue et couverte de salive collante. (*b*) Un tatou (*Dasypus novemcinctus*).

L'infraclasse des Euthériens (Gr. *eu*, vrai) renferme les mammifères placentaires (N. d. T. Les Métathériens sont aussi des placentaires, mais leur placenta est peu différencié et les jeunes naissent prématurément, sous une forme que certains zoologistes, de façon exagérée, nomment larve, la larve marsupiale !). Ils naissent à un stade avancé du développement, ayant été nourris à l'intérieur de l'utérus. Les échanges entre les systèmes circulatoires maternel et fœtal se font par diffusion au niveau du **placenta**, organe composé de tissus maternel et fœtal. Les 4 000 espèces d'euthériens connues se répartissent dans 18 ordres (Figures 22.5 et 22.6 ; *voir aussi Figures 22.11 et 22.15-22.17*).



**FIGURE 22.6**

**Ordre des Carnivores.** Un renard arctique (*Alopex lagopus*) avec son pelage d'hiver. Au cours de sa mue de printemps, le renard arctique acquiert une fourrure de couleur gris-jaune.

Certains de ces ordres sont présentés dans le Tableau 22.1. Les données moléculaires récentes, en plus des études morphologiques traditionnelles, ont conclu à la réalité de quatre clades qui, dans le Tableau 22.1, sont élevés au rang de superordres. L'évolution de ces clades a été fortement influencée par les évènements géologiques. Entre 200 et 150 millions d'années, les continents étaient associés en une seule masse de terre appelée la Pangée. Il y a 100 millions d'années environ, un supercontinent austral comprenant l'Afrique, l'Amérique du Sud et l'Antarctique se sépara d'un supercontinent septentrional (la Laurasie) formé de l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie. Ces mouvements continentaux isolèrent les ancêtres des mammifères placentaires du sud, répertoriés dans le Tableau 22.1 sous les noms d'Afrothériens et Xénarthres, des autres groupes ancestraux de Laurasie. Des mouvements continentaux plus tardifs, comme la séparation de l'Amérique du Sud et de l'Afrique, le regroupement de l'Afrique avec l'Europe et l'Asie, de l'Amérique du Nord et du Sud, isolèrent ou associèrent les groupes de mammifères. Une hypothèse courante sur les relations entre les superordres est proposée dans la Figure 22.3. Les relations évolutives entre les ordres à l'intérieur des quatre clades sont controversées.

### Synthèse de la section 22.2

Les mammifères sont caractérisés par la présence de poils, de glandes mammaires, de dents spécialisées, de trois osselets dans l'oreille moyenne et l'endothermie. L'évolution des mammifères a été fortement influencée par les mouvements continentaux qui fragmentèrent une masse de terre unique, la Pangée, d'abord en supercontinents sud et nord, puis dans les continents de l'Amérique du Nord, de l'Europe et de l'Asie. Avec d'autres mouvements, ils isolèrent les groupes de mammifères à l'origine de quatre clades. Les mammifères placentaires se subdivisèrent ensuite en 18 ordres.

***Comment les évènements biogéographiques ont-ils exercé des influences importantes sur l'évolution des mammifères ?***

## 22.3 Pressions évolutives

### Compétences à acquérir

1. Justifier l'affirmation selon laquelle « les caractères mammaliens facilement reconnaissables sont d'origine épidermique ».
2. Comparer l'utilité de faire étudier la structure de la dent par un mammologiste, un ornithologiste et un herpétologiste.
3. Comparer la fonction des cycles menstruels des primates et des cycles oestriens des autres mammifères.

Les mammifères sont naturellement répartis sur tous les continents à l'exception de l'Antarctique et vivent dans tous les océans. Dans cette section sont décrites les multiples adaptations qui sont associées à cette radiation.

### Structure externe et locomotion

La peau des mammifères, comme celle des autres vertébrés, est composée de deux couches de tissus superposées, l'épiderme et le derme. Elle protège contre les agressions mécaniques (blessures), l'invasion par les microorganismes et les rayons ultra-violets du soleil. La peau est également importante dans la régulation de la température, la perception sensorielle, l'excrétion et la régulation hydrique (*voir Figure 23.9*).

Le poil est un dérivé kératinisé de l'épiderme propre aux mammifères. Il est implanté dans une invagination de l'épiderme appelée le follicule pileux. Un manteau de poils, ou pelage de l'animal, comprend généralement deux types de poils. Les poils de couverture ou jarres, longs et raides qui protègent les poils de bourre ou laineux dont le feutrage assure une isolation thermique.

Le poil, en grande partie constitué de cellules mortes, doit être renouvelé. Chez certains mammifères (l'homme par exemple), la mue s'effectue progressivement et ne peut être remarquée. Chez d'autres, la perte des poils est rapide et peut entraîner une altération des caractéristiques du pelage. À l'automne, beaucoup de mammifères acquièrent un épais manteau de poils laineux isolants ce qui peut changer la couleur du pelage. Par exemple, le renard polaire de l'Arctique prend une couleur blanche ou crème lors de sa mue automnale et peut ainsi se dissimuler dans l'environnement neigeux. À la mue de printemps, il acquiert un pelage gris et jaune (*voir Figure 22.6*).

Le poil est aussi important pour le sens du toucher. Le déplacement mécanique d'un poil peut stimuler les cellules nerveuses associées à sa racine. Les poils de couverture sont parfois modifiés en poils tactiles raides, à tiges épaissies, appelés vibrisses. Les vibrisses se trouvent autour des pattes, du nez, de la bouche et des yeux de beaucoup de mammifères. Leurs racines sont richement innervées et les vibrisses sont donc très sensibles au déplacement.

Les espaces remplis d'air de la tige du poil et l'air compris entre les poils et la peau constituent une couche isolante très efficace. Un étroit ruban de faisceaux de fibres lisses, appelé muscle arrecteur du poil, est ancré sur le follicule du poil et la couche basale

de l'épiderme. Quand le muscle se contracte, le poil se dresse augmentant ainsi la quantité d'air emprisonnée dans le pelage donc ses propriétés d'isolation. Les muscles arrecteurs sont sous le contrôle du système nerveux autonome. Dans des situations de menaces, les poils (du cou et de la queue principalement) se hérissent et l'augmentation du volume que cela entraîne donne une impression de taille imposante et de force.

La couleur des poils dépend de la quantité de pigment (mélanine) déposée et de celle de l'air emprisonné dans la tige. Le pelage de la plupart des mammifères est sombre au-dessus, mais plus claire au-dessous. Ce schéma de coloration les rend moins voyants dans la plupart des circonstances. Certains mammifères avertissent de leur capacité à se défendre en utilisant une coloration aposématique. Les skons (mouffettes), avec les couleurs très contrastées de leur pelage, en offrent un exemple bien connu.

Le pelage est réduit chez les grands mammifères des climats chauds (éléphants, hippopotames par exemple) et chez certains mammifères aquatiques (les baleines par exemple) qui ont une couche adipeuse d'isolation importante. Quelques rares mammifères (rats-taupes nus par exemple) n'ont pratiquement pas de poils.

Les griffes sont présentes dans toutes les classes de vertébrés. Elles interviennent dans la locomotion, ainsi que dans les comportements d'attaque ou de défense. Ce sont des accumulations de kératine qui recouvrent la phalange terminale des doigts (ce sont des phanères N. d. T.). Chez certains mammifères elles sont modifiées et forment des structures spécialisées comme les ongles et les sabots (Figure 22.7).

Des glandes se différencient dans la peau. Les **glandes sébacées (huileuses)** sont associées aux follicules pileux et leurs sécrétions huileuses lubrifient et imperméabilisent la peau et le pelage. La plupart des mammifères possèdent également des **glandes sudoripares (de la sueur).** Elles sont de deux types. Les petites glandes sudoripares (glandes eccrines) ont des sécrétions aqueuses qui provoquent le refroidissement après évaporation. Les glandes de grande taille (glandes apocrines) produisent un mélange de sels, d'urée et d'eau que les microorganismes de la peau convertissent en substances odorantes.

Des **glandes odorantes ou glandes du musc** sont localisées autour de la face, des pieds ou de l'anus de beaucoup de mammifères. Elles libèrent des phéromones, qui participent à la défense, à la reconnaissance des espèces et des sexes, et dans le comportement territorial.

Les **glandes mammaires** sont fonctionnelles chez les femelles de mammifères et sont présentes, mais non fonctionnelles chez les mâles. Le lait qu'elles élaborent contient de l'eau, des glucides (principalement le lactose), des lipides, des protéines, des sels minéraux et des anticorps. Les glandes mammaires dérivent de glandes apocrines et contiennent généralement des quantités substantielles de lipides.

Les monotrèmes ont des mamelles dépourvues de mamelons. Elles déchargent le lait dans des dépressions du ventre où les jeunes le lapent. Chez les autres mammifères les glandes s'ouvrent dans des mamelons ou tétines que les jeunes sucent pour se nourrir (Figure 22.8).

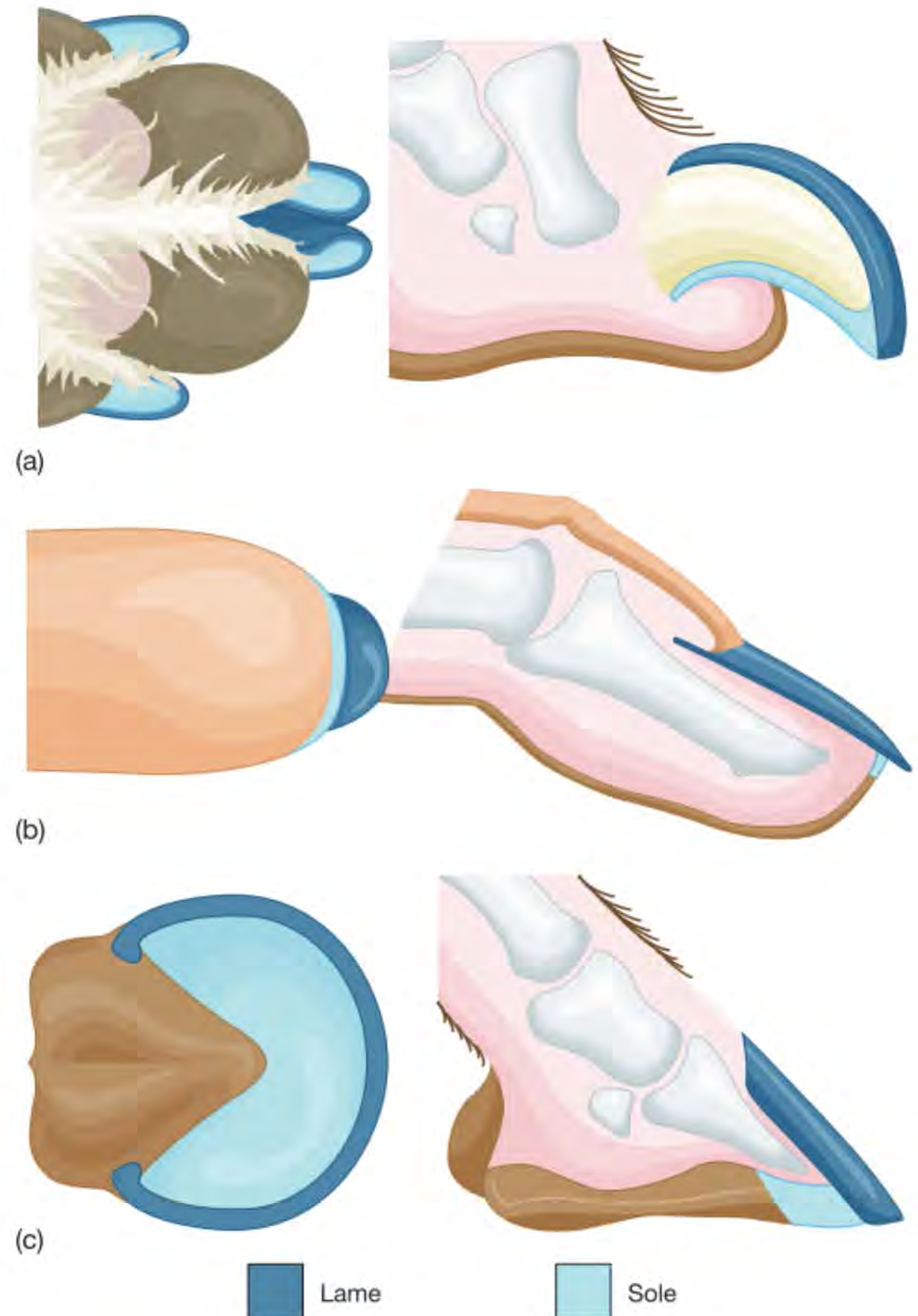


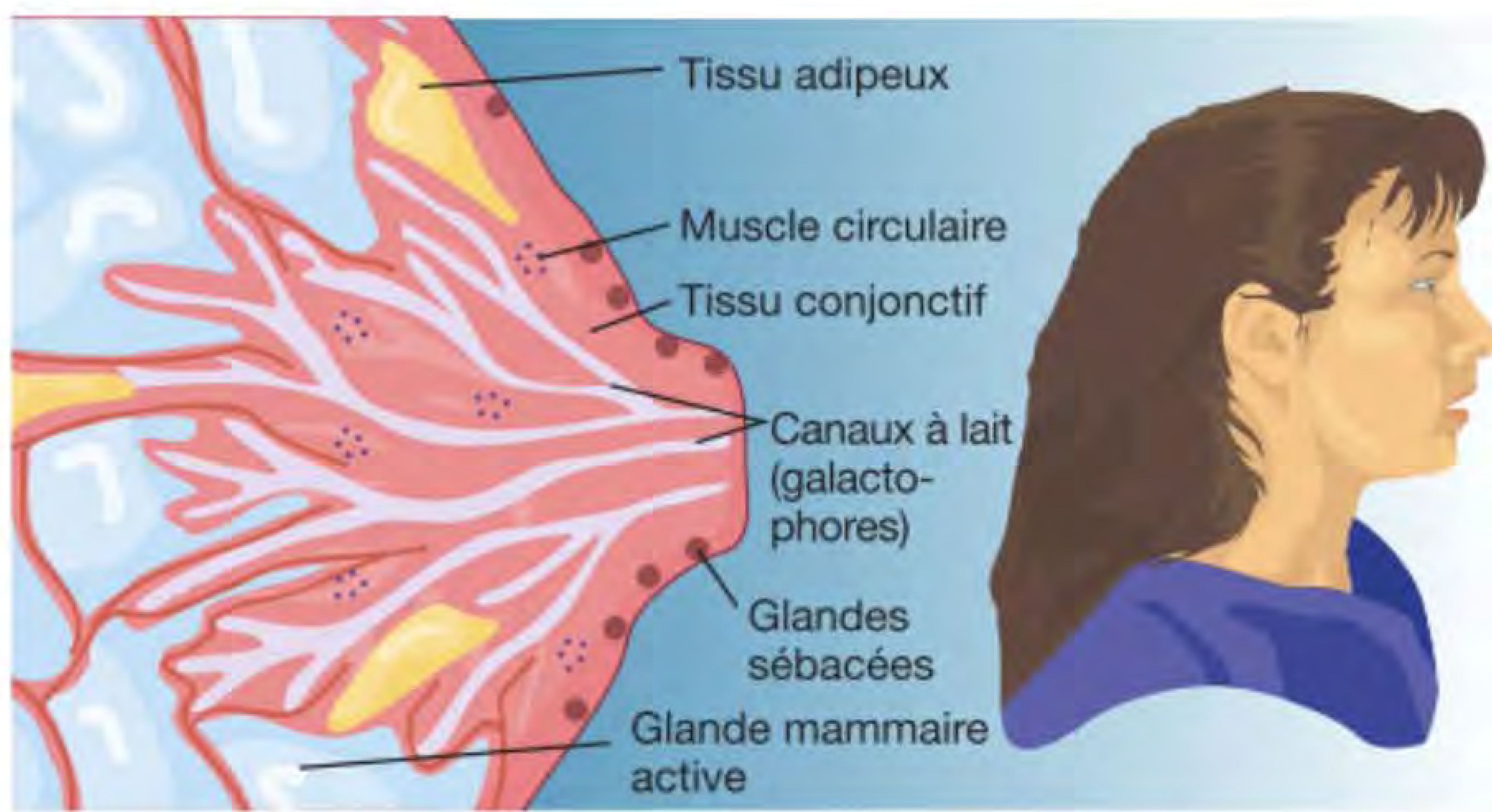

**FIGURE 22.7**

**Structure des griffes, ongles et sabots.** (*a*) Griffes. (*b*) Les ongles sont des griffes plates et larges posées sur l'extrémité des doigts des mains et des pieds chez les primates ; ce sont des adaptations aux habitats arboricoles où il est essentiel de pouvoir s'accrocher. (*c*) Les sabots sont caractéristiques des mammifères ongulés. Le nombre de doigts est réduit et l'animal marche ou court sur l'extrémité des doigts restants. La lame est une plaque dorsale dure et kératinisée ; la sole est une plaque ventrale molle.

## *Le crâne et les dents*

Les crânes de mammifères montrent d'importantes modifications par rapport à ceux des reptiles. Un des caractères distinctifs utilisé par les zoologistes est l'articulation de la mâchoire. Chez les reptiles, l'articulation s'effectue entre deux os situés à l'arrière de la mâchoire (l'articulaire en arrière de la mandibule inférieure et le carré en arrière de la mandibule supérieure N. d. T.). Chez les mammifères, ces os sont déplacés dans l'oreille moyenne et, associés au stapes, ils forment les osselets. Le seul os qui constitue la mandibule inférieure, le dentaire, s'articule directement avec un os du toit dermique du crâne, le squamosal (N. d. T.).

Un palais secondaire est apparu deux fois au cours de l'évolution des vertébrés – dans le lignage archosaurien (*voir Figure 20.3*) et dans le lignage synapside. Chez certains thérapsides, des replis osseux (le palais dur) séparent incomplètement les voies nasale et orale (*voir Figure 20.11*). Chez les mammifères, le palais osseux secondaire est prolongé par un palais musculeux mou (le voile du palais N. d. T.), qui sépare complètement la voie de passage aérien de la cavité buccale. Contrairement aux autres vertébrés qui engloutissent la nourriture en entier ou en petites pièces, certains mammifères la mâchent. L'extension du palais leur permet de respirer tout en mâchant. La respiration doit brièvement s'interrompre lors de la déglutition (Figure 22.9).



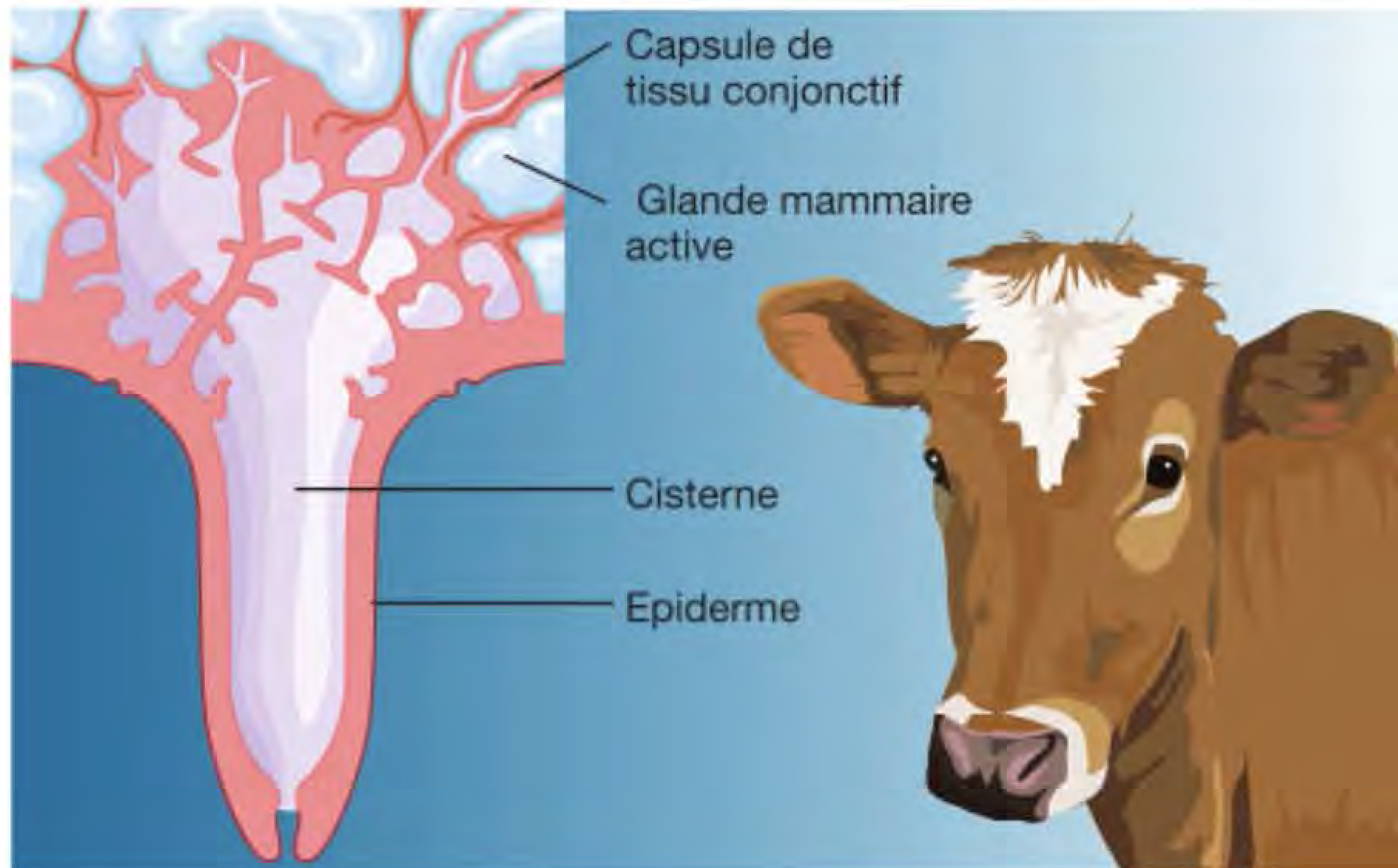
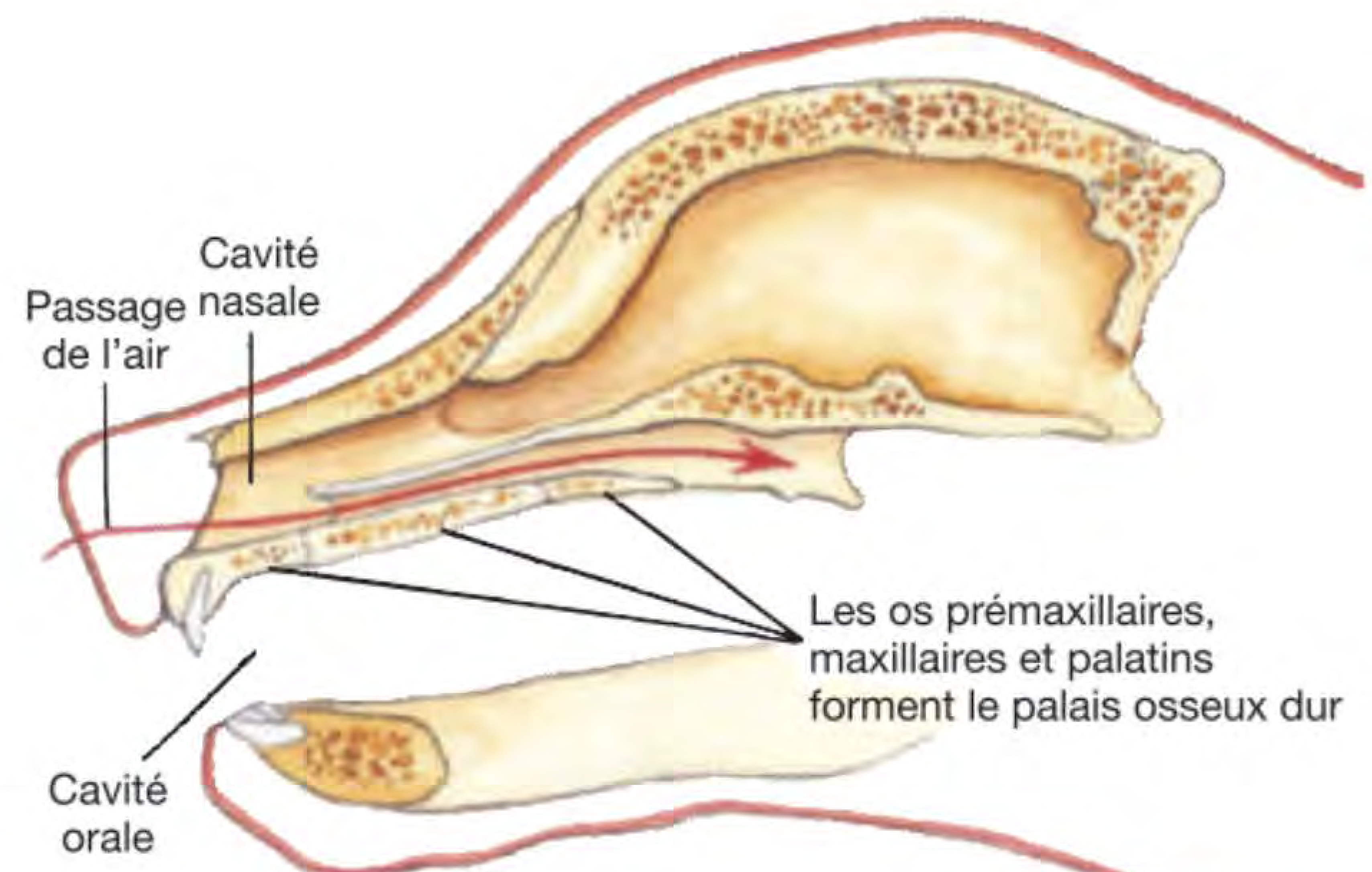




**FIGURE 22.8**

**Glandes mammaires.** Les glandes mammaires sont spécialisées pour sécréter du lait après la naissance du jeune. (*a*) Chez les êtres humains, plusieurs canaux conduisent le lait des glandes vers un mamelon. Des parties du système de conduction sont élargies pour stocker le lait. La succion par l'enfant entraîne une réponse hormonale qui provoque la décharge du lait par les glandes mammaires. (*b*) Certains animaux (le bétail par exemple) ont des trayons à l'extrémité du pis formés par une extension d'un collier de peau autour de l'ouverture des canaux mammaires. Le lait est stocké dans une grande citerne avant d'être déchargé. Le nombre de trayons varie avec le nombre de jeunes produits.



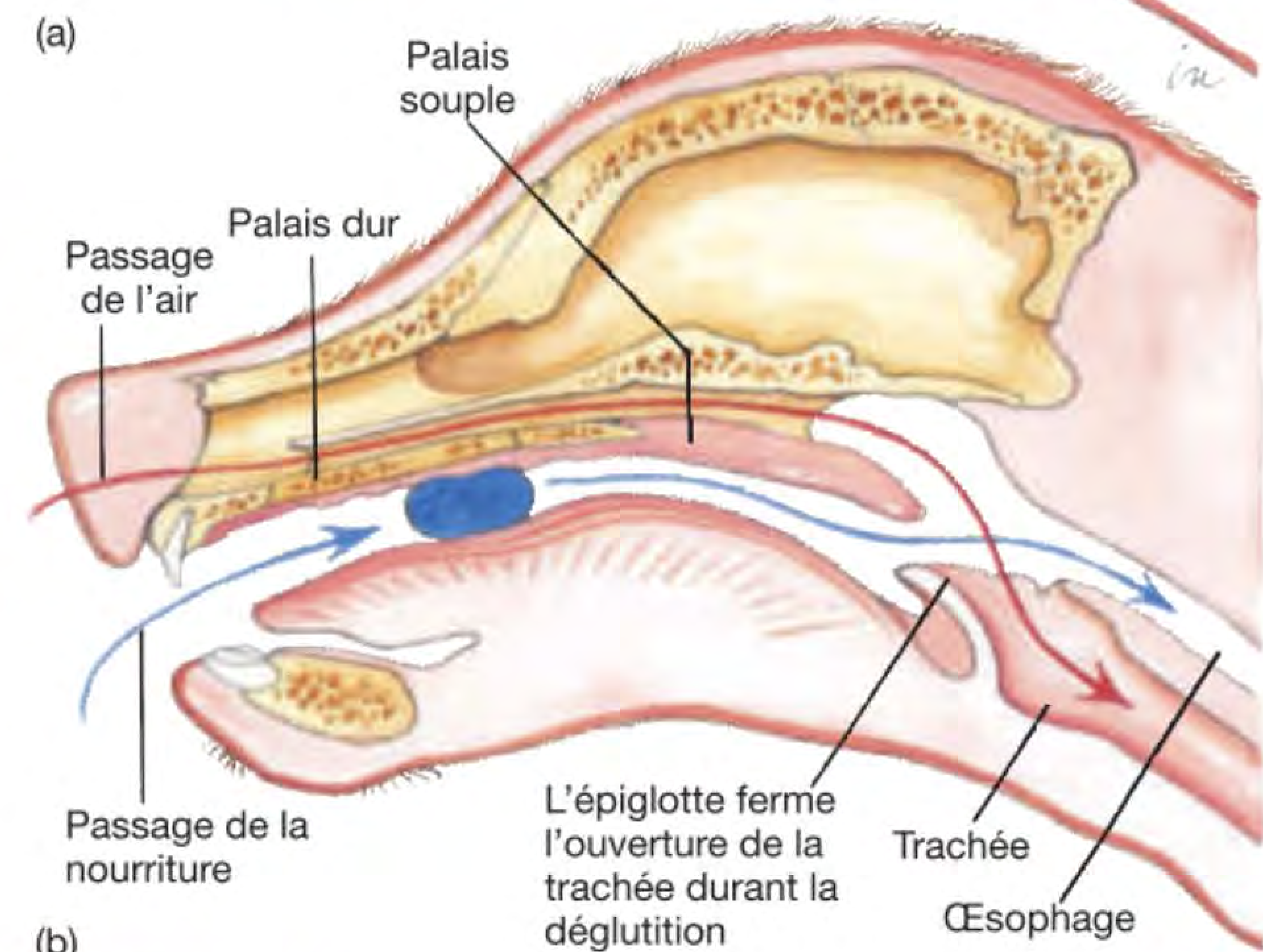




**FIGURE 22.9**

**Palais secondaire.** (*a*) Le palais secondaire (formé des palais osseux et souple) d'un mammifère sépare presque complètement les cavités nasale et orale. (*b*) La respiration s'arrête momentanément au cours de la déglutition.

La structure et la disposition des dents sont d'importants indicateurs du mode de vie des mammifères. Les dents des reptiles sont identiques, uniformément coniques, organisation qui porte le nom d'**homodontie.** Chez les mammifères, les dents sont dissemblables, car spécialisées pour assurer des actions différentes sur la nourriture. Il y a **hétérodontie**. Les dents reptiliennes s'attachent le long du sommet ou sur le côté de la mâchoire tandis que les dents des mammifères sont implantées dans des alvéoles de la mâchoire. La plupart des mammifères différencient deux jeux de dents au cours de leur vie. Le premier jeu se met en place avant ou peu de temps après la naissance et correspond à la dentition caduque, plus communément connue sous le nom de dentition de lait. Les dents de lait tombent et sont remplacées par les dents définitives.

Les mammifères ont jusqu'à quatre types différents de dents. Les incisives sont les plus antérieures. Fonctionnant comme des ciseaux elles sont utilisées pour ronger ou pincer. Les canines, souvent longues, fortes et coniques, servent à attraper, tuer, déchirer les proies. Canines et incisives ont une seule racine. Les prémolaires sont positionnées après les canines, ont une ou deux racines, et des surfaces tuberculées adaptées pour mastiquer. Les molaires ont de grandes surfaces masticatrices et deux (molaires supérieures) ou trois (molaires inférieures) racines.

Les espèces de mammifères ont des nombres bien définis de chaque type de dents. Les zoologistes utilisent donc une **formule dentaire** pour caractériser chaque taxon. La formule tient compte du nombre de chaque type de dents par demi-mâchoires supérieure et inférieure. Les dents de la demi-mâchoire supérieure sont inscrites au-dessus de celles de la demi-mâchoire inférieure, dans l'ordre suivant : incisives, canine, prémolaires et molaires. Par exemple :

| **Homme** | **Castor** |
|---|---|
| 2•1•2•3 | 1•0•1•3 |
| 2•1•2•3 | 1•0•1•3 |

La dentition (ou la denture, terme plus correct pour définir les catégories et la disposition des dents N. d. T.) est spécialisée, adaptée à un régime donné et varie donc en fonction du régime des mammifères. Chez certains, elle est réduite, voire absente. Les tatous et le fourmilier géant (le Tamanoir) (ordre des Édentés), qui se nourrissent de termites et de fourmis en sont des exemples (le tamanoir est effectivement édenté, mais les tatous ont des dents N. d. T.).

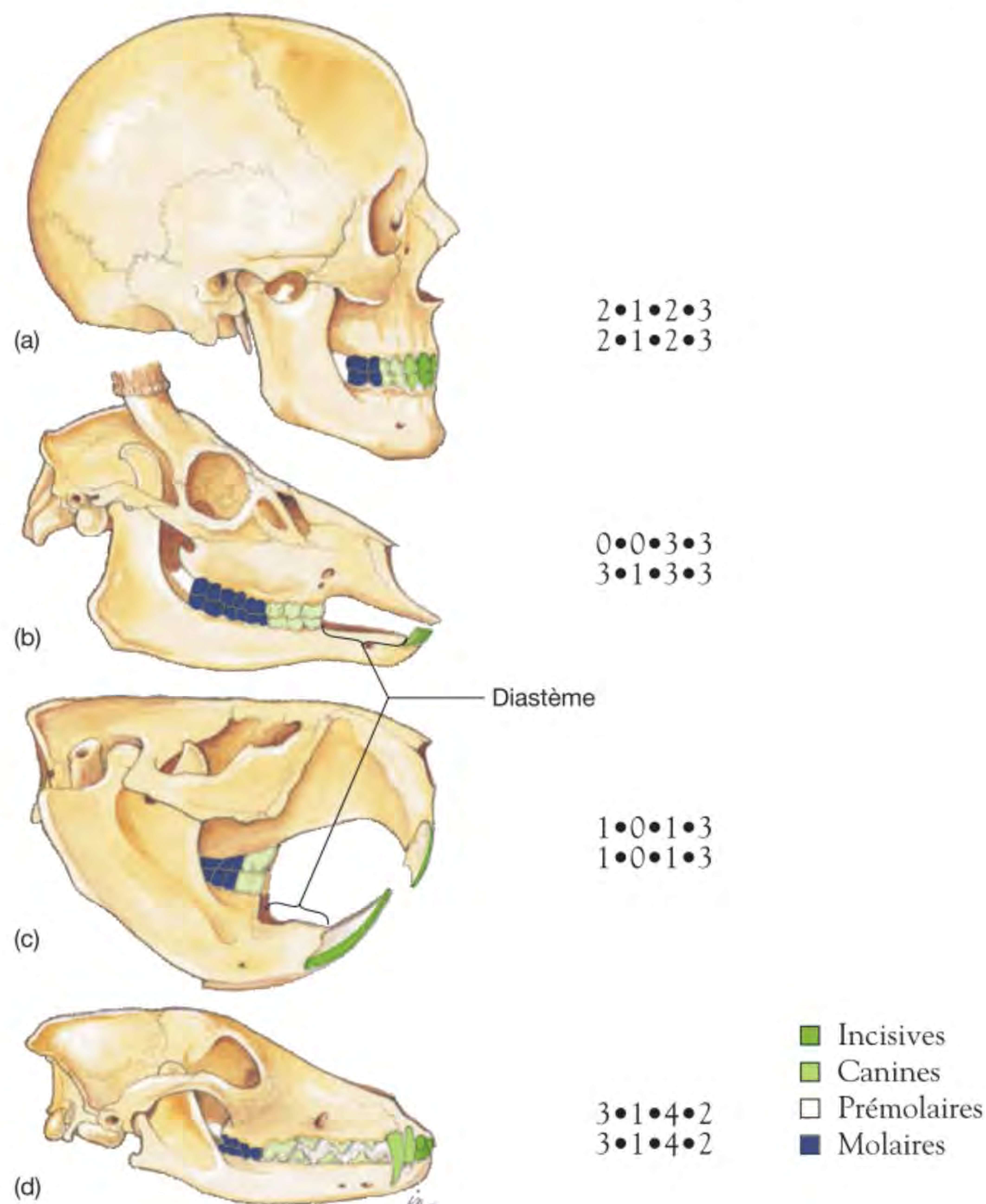



**FIGURE 22.10**

**Spécialisations des dents.** (*a*) Un omnivore (*Homo sapiens*). (*b*) Un herbivore, le daim (*Dama dama*). (*c*) Un rongeur, le castor (*Castor canadensis*). (*d*) Un carnivore, le coyote (*Canis latrans*).

Certains mammifères (êtres humains, ordre des Primates ; cochons, ordre des Artiodactyles) sont omnivores ; ils se nourrissent d'une grande variété de végétaux et d'animaux. Les dents antérieures ont une surface coupante ou perforante ; les dents postérieures ont des surfaces aplaties pour rompre et broyer les parois des cellules végétales Figure 22.10*a*).

Les mammifères herbivores ont généralement des dents postérieures plates, broyeuses et des incisives, ainsi que des canines parfois modifiées pour pincer la matière végétale (chevaux, ordre des Périssodactyles ; cerfs, ordre des Artiodactyles) ou ronger (lapins, ordre des Lagomorphes ; castors, ordre des Rongeurs) (Figure 22.10*b*, *c*). Les incisives des rongeurs sont à croissance illimitée. Bien que la plupart des mammifères aient de l'émail qui recouvre toute la dent, les rongeurs n'ont de l'émail que sur la surface antérieure des incisives. Les dents sont affûtées par l'usure plus lente à l'avant qu'à l'arrière. Un espace appelé le diastème sépare les dents antérieures des dents postérieures. Le diastème (ou barre) a pour origine un allongement du museau qui permet aux dents antérieures d'être contre le sol ou d'accéder aux étroites ouvertures où se loge la nourriture (les dents antérieures sont les dents de capture de la nourriture). Les dents postérieures ont une couronne haute et une croissance continue ; elles peuvent, pendant des années, assurer le broyage d'une végétation coriace.

Les mammifères prédateurs se servent des canines et des incisives pour attraper, tuer et déchirer les proies. Chez les membres de l'ordre des Carnivores (coyotes, chiens et chats) les quatrièmes prémolaires supérieures et les premières molaires inférieures constituent le système des carnassières qui, en glissant l'une sur l'autre lorsque la bouche se ferme, coupent la viande des proies à la manière de ciseaux (Fig. 22.10*d*).

## *La colonne vertébrale et le squelette appendiculaire*

La colonne vertébrale des mammifères est divisée en cinq régions. Comme chez les reptiles et les oiseaux les eux premières vertèbres cervicales sont l'atlas et l'axis. Leur font suite généralement cinq autres vertèbres cervicales. La girafe et la baleine ont toutes deux sept vertèbres cervicales, mais, chez la première elles sont allongées et chez la seconde elles sont comprimées. Deux exceptions : les paresseux, qui ont six ou neuf vertèbres cervicales et les lamentins qui en ont six.

Le tronc est divisé en régions thoracique et lombaire comme chez les oiseaux. Chez les mammifères, la subdivision est en relation avec les modalités de la respiration. La région thoracique renferme les côtes. La plupart d'entre elles se connectent avec les vertèbres thoraciques et le sternum par des cartilages costaux. Toutes les côtes



## Que savons-nous sur l'évolution des glandes mammaires ?

Pourquoi pensons-nous que les glandes mammaires sont apparentées à des glandes apocrines de la peau ? Les arguments en faveur d'une telle parenté sont apportés par les patrons de développement similaires et les sécrétions de ces deux types de glandes. Comme les glandes mammaires, certaines glandes apocrines sécrètent des lipides et d'autres molécules organiques complexes. La lactation a pu évoluer bien avant l'apparition des mammifères. Bien qu'il n'y ait pas de fossiles permettant de tracer l'évolution des glandes mammaires, les informations fournies par l'étude des changements dans les os, les dents, et la peau suggèrent que les glandes mammaires fonctionnaient déjà chez les synapsides non mammaliens. Plutôt que d'avoir des glandes avec un mamelon, les premiers synapsides probablement avaient une aire mammaire similaire à celle des monotrèmes. Les jeunes monotrèmes, à l'éclosion, sucent le lait qui suinte entre les poils de la région mammaire. Une fonction similaire devait intervenir chez les premiers synapsides mais certaines observations suggèrent une autre possibilité. Les œufs de monotrèmes sont recouverts d'une sécrétion humide et gluante d'origine inconnue. Cette sécrétion pourrait être produite par les glandes mammaires et protègerait les œufs de la dessiccation. Les poils qui sont associés aux glandes apocrines, sur une surface assez grande, interviendraient pour appliquer la sécrétion sur un groupe d'œufs. (Les mamelons des mammifères autres que les monotrèmes sont dépourvus de poils). Ces hypothèses doivent être testées mais, si elles s'avèrent exactes, les deux caractères marquants des mammifères – les poils et les glandes mammaires- seraient apparus en premier chez les reptiles synapsides pour assurer des fonctions autres que celles qu'utilisent prioritairement les mammifères actuels. L'évolution, très souvent, ne réinvente pas, elle recycle.

protègent le cœur et les poumons. L'articulation entre les vertèbres thoraciques procure la flexibilité nécessaire pour le mouvement de rotation, l'escalade ou s'étendre sur le côté pour donner la tétée au jeune. Les vertèbres lombaires ont des apophyses d'interconnections qui favorisent support et maintien et laissent peu de liberté au mouvement.

Le squelette appendiculaire des mammifères a subi une rotation de telle sorte que les membres sont habituellement directement au-dessous du corps (membre dressé parasagittal N. d. T.). Les articulations limitent le déplacement des membres dans un plan antéro-postérieur. Les os de la ceinture pelvienne sont fusionnés chez l'adulte, condition avantageuse pour la locomotion, mais qui pose problème lors de la parturition (mise bas des nouveau-nés). Chez une femelle en gestation, la jonction ventrale entre les deux moitiés du pelvis – la symphyse pubienne – se desserre avant la naissance, permettant au pelvis de s'élargir au moment de la parturition.

### *Muscles*

La position des membres directement sous le corps fait que, chez la plupart des mammifères, le squelette en supporte le poids. La masse musculaire est concentrée proximalement sur les régions supérieures des membres et sur les ceintures. Chez beaucoup de mammifères grands coureurs (les cerfs par exemple, ordre des Artiodactyles) la musculature des parties inférieures des membres est réduite de manière à ne pas ralentir le mouvement. Par contre, les tendons s'étendent très haut dans le membre jusqu'aux articulations les plus distales.

## Nutrition et système digestif

Le plan d'organisation de base du système digestif des mammifères est identique à celui des autres vertébrés, mais présente des spécialisations en relation avec différentes habitudes nutritives. Certaines spécialisations concernant les dents ont déjà été décrites.

Les habitudes nutritives des mammifères sont difficiles à généraliser. Elles correspondent à des adaptations écologiques qui ont évolué. Par exemple, la plupart des membres de l'ordre des Carnivores se nourrissent de viande et sont donc carnivores. D'autres membres de l'ordre, comme les ours, se nourrissent aussi bien de produits d'origine animale que végétale et sont omnivores. Certains mammifères carnivores sont spécialisés pour se nourrir d'arthropodes ou d'invertébrés à corps mou et sont considérés comme insectivores. Ce sont, par exemple, les Eulipotyphlés (exemples, les musaraignes), les Chiroptères (chauve-souris) et les Édentés (fourmiliers) (*voir Figure 22.5a*). Les herbivores comme les cerfs (ordre des Artiodactyles) et les zèbres (ordre des Périssodactyles) (Figure 22.11) se nourrissent principalement de végétaux, mais leur régime peut aussi inclure des invertébrés ingérés par inadvertance.

Les spécialisations des tractus digestifs de la plupart des herbivores sont en relation avec la digestion d'une nourriture riche en



**FIGURE 22.11**

**Ordre des Périssodactyles.** Ce zèbre des plaines (*Equus burchelli*) est originaire des savanes de l'Est Africain.

cellulose. Les chevaux, les lapins, et beaucoup de rongeurs ont un **caecum** élargi à la jonction du petit et du gros intestins. Un caecum est une poche de fermentation peuplée de microorganismes qui aident à la digestion de la cellulose. Mouton, bovin et cerf sont des ruminants (L. *ruminare*, remâcher le bol alimentaire ou ruminer). Leur estomac est modifié, composé de quatre chambres. Les trois premières (panse ou rumen, bonnet et feuillet N. d. T.) sont des chambres de stockage et de fermentations qui contiennent des microorganismes lesquels sécrètent une enzyme digestive, la cellulase. Les gaz que la fermentation produit sont périodiquement éructés et la matière végétale est régurgitée et mastiquée. D'autres microorganismes convertissent les composés azotés de la nourriture en nouvelles protéines.

## Circulation, échanges gazeux et régulation de la température

Les cœurs d'oiseaux et de mammifères sont superficiellement semblables. Les deux sont des pompes à quatre chambres qui propulsent le sang dans des circuits systémique et pulmonaire séparés et qui ont évolué à partir des cœurs d'ancêtres reptiliens. Leurs similarités, toutefois, sont le résultat d'adaptations à des modes de vie actifs. L'apparition de structures similaires dans des lignages différents donc de façon indépendante est une convergence évolutive. Le cœur des mammifères a évolué à partir du lignage reptilien synapside, alors que le cœur des oiseaux a pour origine le lignage archosaurien (Figure 22.12).

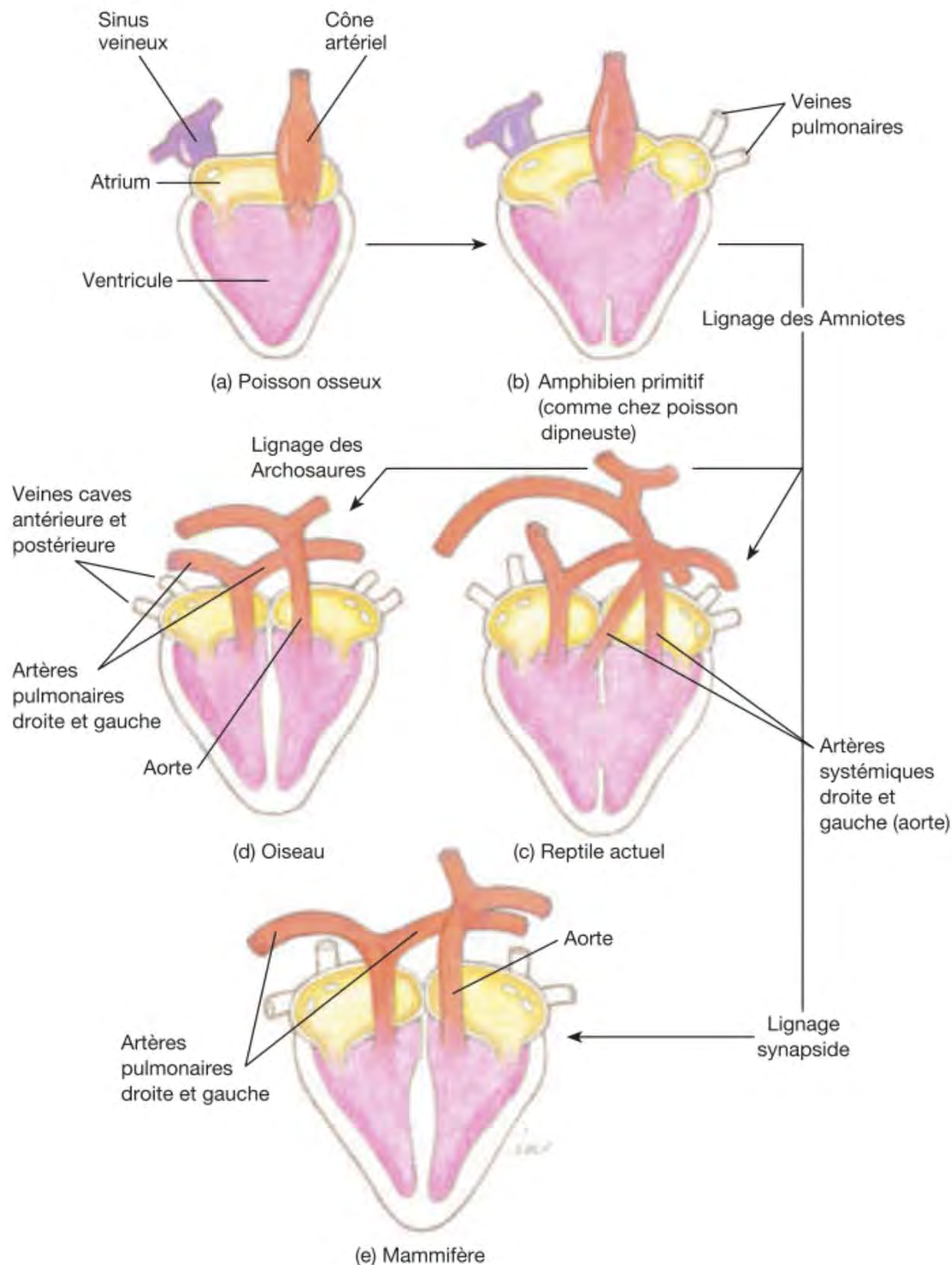



**FIGURE 22.12**

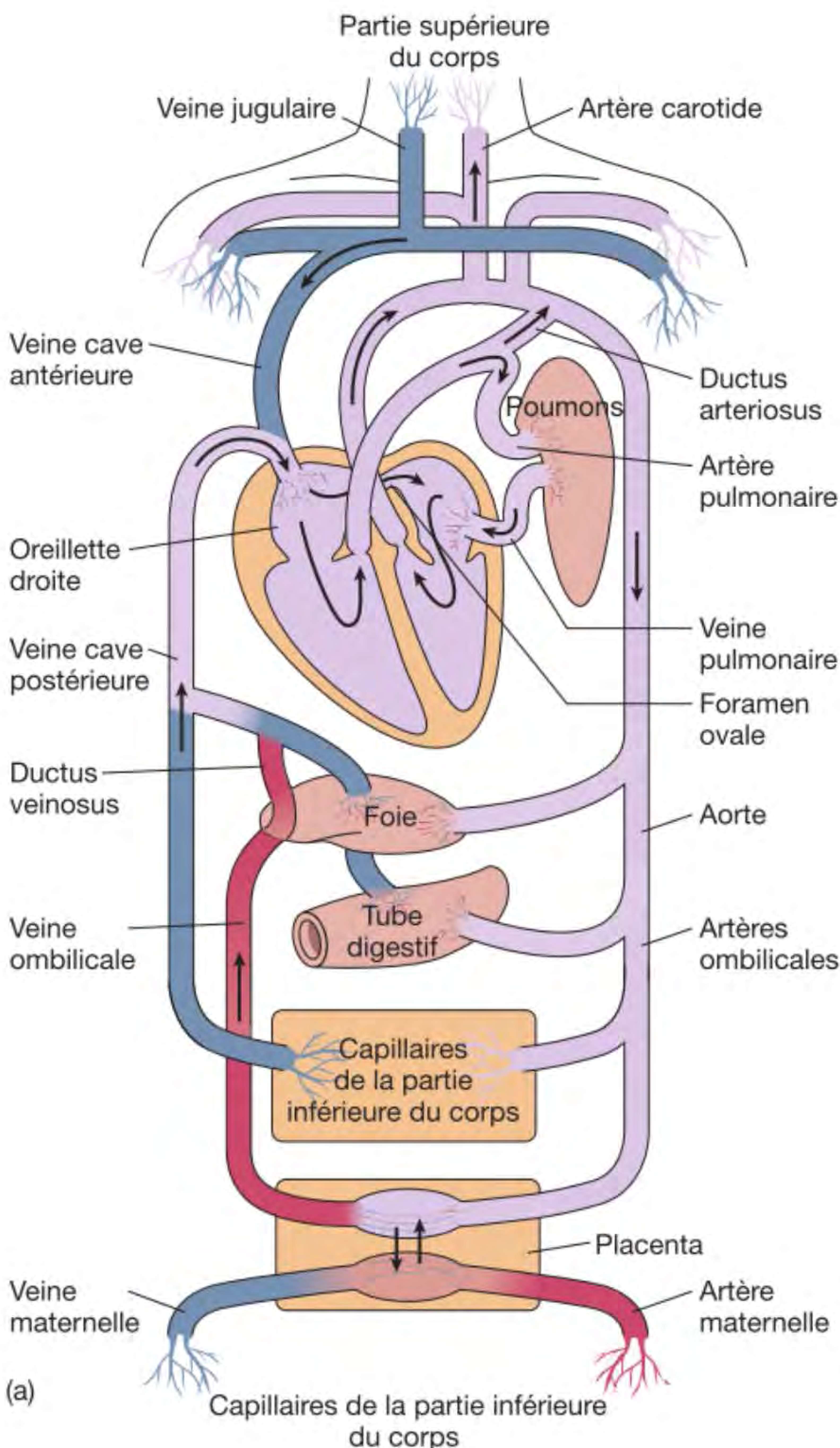
**Séquence possible de l'évolution du cœur de vertébré.** (*a*) Diagramme d'un cœur de poisson osseux. (*b*) Chez le dipneuste, une division partielle des oreillettes et des ventricules sépare les circuits pulmonaire et systémique. Ce cœur était probablement similaire à celui des amphibiens primitifs et des premiers amniotes. (*c*) Les cœurs des reptiles actuels dérivèrent du pattern représenté en (*b*). (*d*) Le lignage des archosauriens et celui des synapsides (*e*) se caractérisent par une séparation complète du cœur en quatre chambres.

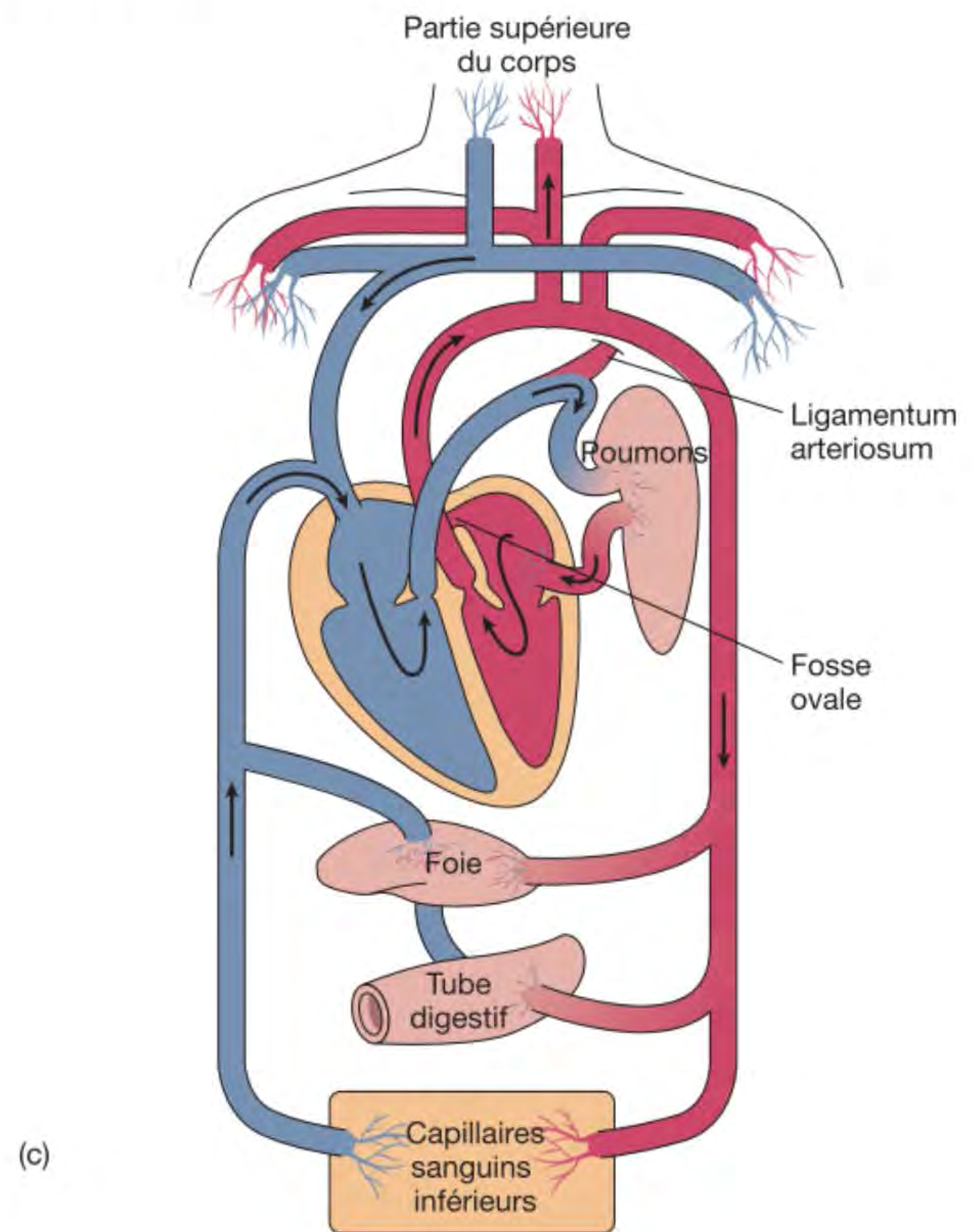
Une des adaptations les plus importantes du système circulatoire des mammifères euthériens concerne la distribution des gaz respiratoires et des nutriments chez le fœtus (Figure 22.13*a*). Les échanges entre le sang maternel et le sang fœtal se réalisent au niveau du placenta. Bien que les vaisseaux sanguins maternel et fœtal soient intimement associés les sangs ne se mélangent pas. Nutriments, gaz et déchets diffusent de l'un à l'autre.

Le sang qui entre dans l'oreillette droite du fœtus provient du placenta et est hautement oxygéné. Les poumons fœtaux n'étant pas gonflés, la résistance à l'écoulement dans les artères pulmonaires est élevée. En conséquence, la majeure partie du sang entrant dans l'oreillette droite ne s'engage pas dans le ventricule droit, mais est orientée vers l'oreillette gauche à travers une valve de communication entre les deux oreillettes (la fenêtre ovale). Une certaine quantité de sang, toutefois, passe dans le ventricule droit et l'artère pulmonaire. En raison de la résistance des poumons, elle est shuntée vers l'aorte en empruntant la voie d'un vaisseau qui relie l'aorte à l'artère pulmonaire gauche (le ductus arteriosus). À la naissance, le placenta est perdu et les poumons se gonflent. La résistance est réduite et le flux sanguin vers les poumons augmente. Le ductus arteriosus, qui n'est plus emprunté, régresse à l'état de filament. Le retour du sang des poumons au cœur, par les veines pulmonaires, s'effectue et la fenêtre ovale fusionne progressivement avec la cloison interauriculaire (Figure 22.13*b*).

## *Les échanges gazeux*

Le taux élevé du métabolisme requiert certaines adaptations en relation avec une grande efficacité des échanges gazeux. La plupart des mammifères ont des cavités nasale et buccale séparées et des museaux allongés augmentant ainsi la surface d'échauffement et d'humidification de l'air inspiré. Les voies respiratoires sont très ramifiées offrant ainsi de grandes surfaces pour les échanges gazeux. Les poumons des mammifères ressemblent plus à des éponges richement vascularisées qu'aux structures sacculaires des amphibiens et de quelques reptiles.




(b)

**FIGURE 22.13**

**Systèmes circulatoires des mammifères.** Les systèmes d'un fœtus (*a*) et d'un mammifère adulte (*b*). Le sang richement oxygéné est représenté en rouge, celui qui l'est moins en bleu. Dans la circulation fœtale, le sang oxygéné en provenance du placenta se mélange au sang moins oxygéné avant d'entrer dans l'oreillette droite. Ainsi le sang artériel du fœtus est en grande partie modérément oxygéné. La couleur rose (*a*) symbolise ce degré d'oxygénation.

Les poumons des mammifères, comme ceux des reptiles, se gonflent selon un mécanisme de pression négative. Contrairement aux reptiles et aux oiseaux, toutefois, les mammifères ont un **diaphragme** musculaire qui sépare les cavités thoracique et abdominale. L'inspiration est provoquée par la contraction du diaphragme et l'expansion de la cage thoracique (suite à la contraction des muscles intercostaux externes N. d. T.), entraînant une chute de la pression intrathoracique et l'entrée d'air dans les poumons. L'expiration est un phénomène passif, qui résulte des propriétés élastiques des poumons et de la relaxation des muscles inspiratoires conduisant à la diminution du volume de la cavité thoracique. La contraction d'autres muscles thoraciques (les muscles intercostaux internes N. d. T.) et des muscles abdominaux peut produire une expiration forcée.

## *Régulation de la température*

Les mammifères sont largement distribués sur terre et certains doivent faire face à des températures rudes. D'une façon générale les problèmes qui sont posés reviennent à dissiper l'excès de chaleur à certains moments et produire de la chaleur à d'autres moments.

Les mécanismes de production de chaleur (thermogenèse) se rangent dans deux catégories. La thermogenèse de frisson est une activité musculaire qui génère de grandes quantités de chaleur, mais peu de mouvement. L'autre catégorie est une production de chaleur d'origine métabolique, métabolisme cellulaire général et métabolisme du tissu adipeux brun. Cet aspect est discuté plus en détail dans le Chapitre 28.

La production de chaleur est efficace, car les mammifères sont isolés par leur pelage et/ou les dépôts de graisse. Ces dépôts sont aussi des sources d'énergie qui alimentent les taux de métabolisme élevés.

Les mammifères dépourvus de poils peuvent conserver la chaleur si la température de surface chute. Un morse, dans les eaux froides arctiques, a une température de surface proche de 0 °C ; quelques centimètres au-dessous de la peau, toutefois, la température corporelle est de 35 °C. En émergeant de l'eau glacée, le morse réchauffe rapidement sa peau en augmentant le flux sanguin périphérique. La plupart des tissus ne peuvent pas tolérer des fluctuations rapides et extrêmes des températures. Des investigations sont nécessaires pour révéler les caractéristiques biochimiques uniques de leur peau.

Si la majeure partie du corps d'un mammifère arctique est particulièrement bien isolée, les membres, par contre, sont recouverts d'une fourrure peu épaisse, adaptée aux besoins de la thermorégulation. Même en hiver, un mammifère actif produit parfois plus de chaleur que ce qui est nécessaire pour maintenir sa température interne. C'est au niveau des parcelles de peau pauvrement isolées que l'excès de chaleur est dissipé. Durant les périodes d'inactivité ou de froid extrême, toutefois, les mammifères arctiques doivent réduire les pertes de chaleur de ces régions exposées. Ils le font, souvent, en adoptant des postures de conservation de la chaleur, en repliant par exemple les membres sous les parties du corps qui sont les mieux isolées.

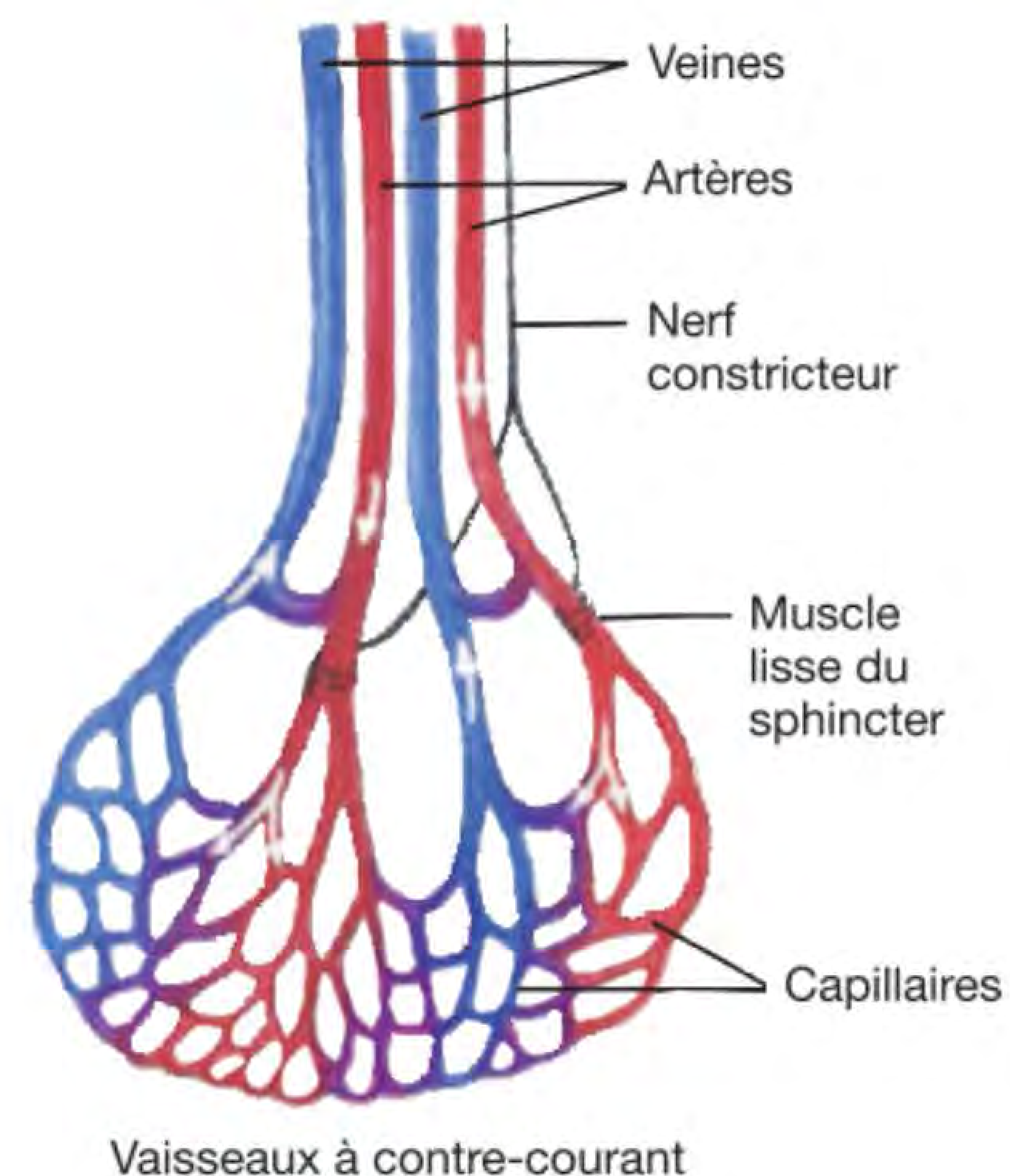
Les systèmes d'échange de chaleur à contre-courant peuvent aussi être mis en jeu pour réguler les pertes de chaleur des aires exposées (Figure 22.14). Les artères qui amènent le sang vers les extrémités des pattes sont entourées par les veines qui le ramènent au corps. La chaleur est transférée du sang artériel au sang veineux avant d'atteindre les extrémités du membre où elle serait perdue. Quand un excès de chaleur est produit, la circulation est shuntée des veines aux vaisseaux périphériques et la chaleur est émise par radiation dans l'environnement.

Les mammifères n'ont pas de problème pour dissiper l'excès de chaleur dans les environnements froids et humides. La chaleur est émise par radiation à partir des vaisseaux proches de la surface de la peau ou est perdue par refroidissement dû à l'évaporation des sécrétions des glandes sudoripares ou des surfaces respiratoires par halètement.

Les environnements chauds et secs posent des problèmes plus sérieux, car le refroidissement par évaporation peut perturber la



(a)




(b)

**FIGURE 22.14**

**Échange de chaleur à contre-courant.** Les échangeurs de chaleur à contre-courant conservent la chaleur du corps chez les animaux adaptés aux environnements froids. (*a*) Des systèmes similaires à celui représenté ici sont trouvés dans les pattes du renne (*Rangifer tarandus*) et les nageoires des dauphins. (*b*) La chaleur transférée du sang progressant par les artères vers la périphérie réchauffe le sang veineux qui retourne à partir des extrémités. En hiver, la partie inférieure d'une patte de renne peut être à 10 °C, tandis que la température du corps est à peu près de 40 °C. Les flèches blanches indiquent la direction du flux sanguin.

balance hydrique. Les lièvres et les éléphants utilisent leurs grandes oreilles pour irradier la chaleur. Les petits mammifères évitent la chaleur en restant dans des terriers le jour et sortant la nuit pour partir à la recherche de la nourriture. D'autres mammifères recherchent l'ombre ou des trous d'eau pour se rafraîchir.

### *Sommeil hivernal et hibernation*

Les mammifères réagissent de différentes façons aux environnements extrêmes. Les caribous migrent pour éviter les températures extrêmes ; les gnous migrent aussi pour se soustraire à la sécheresse saisonnière. D'autres mammifères se retirent dans des terriers sous la neige où ils deviennent moins actifs, mais demeurent relativement alertes et capables d'être facilement réveillés. C'est le **sommeil hivernal**. Les ours et les ratons laveurs en sont deux exemples. Ils se retirent dans leurs tanières en hiver. La température de leur corps et le taux de métabolisme décroissent, mais ils ne restent pas inactifs pendant toute la durée de l'hiver.

L'**hibernation** est un état d'inactivité hivernale dans lequel l'hypothalamus ralentit le taux de métabolisme et les rythmes cardiaque et respiratoire. Les vrais hibernants sont les monotrèmes (échidné et l'ornithorynque à bec de canard) et beaucoup d'Insectivores (taupes et musaraignes par exemple), de Rongeurs (tamias ou écureuils rayés et marmottes), de Chiroptères (chauve-souris). En préparation de l'hibernation, les mammifères, habituellement, accumulent des quantités importantes de corps gras. Une fois que l'hibernant est dans sa retraite, l'hypothalamus positionne le thermostat à environ 2 °C. Le rythme respiratoire d'un écureuil terrestre hibernant passe 100 à 200 battements par minute à 4 par minute. Le rythme cardiaque, de 200 à 300 battements par minute tombe à environ 20 battements par minute. Durant l'hibernation, un mammifère peut perdre le tiers voire la moitié de son poids. Le réveil se fait par réchauffement métabolique, en utilisant les dépôts de graisse brune et prend plusieurs heures pour amener la température du corps à environ 37 °C. Comme cela a été décrit dans le Chapitre 6, sommeil hivernal et hibernation sont deux formes d'hypothermie contrôlée et sont les aspects différents d'un même ensemble de processus physiologiques. Ils diffèrent par l'importance de la chute de la température corporelle et la durée de l'état hypothermique.

## Fonctions nerveuse et sensorielle

L'organisation de base du système nerveux des vertébrés est retrouvée chez les mammifères. Le développement de fonctions nerveuse et sensorielle complexes va de pair avec les styles de vie active et se traduit par l'augmentation du volume des hémisphères cérébraux et du cérébellum. Les fonctions intégratives sont transférées au cortex cérébral (néocortex) dont la surface s'est accrue.

Chez les mammifères, le sens du toucher est bien développé. Les récepteurs sont associés aux bases des follicules pileux et sont stimulés quand les poils sont déplacés.

L'olfaction était apparemment un sens important chez les premiers mammifères, ce que l'on peut déduire des fragments de crânes fossiles qui révèlent des museaux allongés qui devaient contenir un épithélium olfactif développé. Les moules de crânes fossiles montrent des régions olfactives élargies. L'olfaction demeure un sens important pour beaucoup de mammifères actuels. Ils peuvent percevoir les stimuli olfactifs sur de grandes distances de jour comme de nuit et localiser ainsi la nourriture, reconnaître les membres de la même espèce et éviter les prédateurs.

L'audition jouait aussi un rôle important chez les premiers mammifères. Les nouveautés évolutives sont l'acquisition d'un pavillon collecteur de sons qui complète l'oreille externe et l'organisation complète de l'oreille moyenne. Cette dernière comprend maintenant une chaîne de trois osselets qui transmettent les vibrations du tympan à l'oreille interne. La plage sensorielle de l'oreille interne, qui renferme les récepteurs des sons, s'est allongée, enroulée en spirale et porte le nom de cochlée. Une telle structure offre une plus grande surface de réception et donne aux mammifères une plus grande sensibilité à la hauteur et au volume des sons que chez les reptiles. Les moules de crânes des premiers mammifères révèlent également un grand développement des régions auditives.

La vision est un sens important pour beaucoup de mammifères ; la structure de l'œil est comparable à celle des autres vertébrés. L'accommodation est obtenue par un changement de forme du cristallin (*voir Figure 24.29*). La vision des couleurs est moins développée que chez les reptiles et les oiseaux. Les bâtonnets sont les cellules photoréceptrices les plus nombreuses ce qui est en faveur de l'hypothèse selon laquelle les premiers mammifères devaient mener une vie nocturne. Toutefois, les primates, les écureuils et quelques autres mammifères ont une bonne vision des couleurs.




## Excrétion et osmorégulation

Le rein des mammifères, comme celui de tous les amniotes, est un métanéphros. Contrairement aux reptiles et aux oiseaux, qui excrètent principalement de l'acide urique, l'urée est le produit d'excrétion des mammifères. L'urée est moins toxique que l'ammoniac et son élimination ne requiert pas de grandes quantités d'eau. L'urée est beaucoup plus soluble dans l'eau que l'acide urique et ne peut être émise sous forme semi solide. L'excrétion de l'urée entraîne donc une perte d'eau. L'excrétion chez les mammifères est toujours une voie importante de perte d'eau.

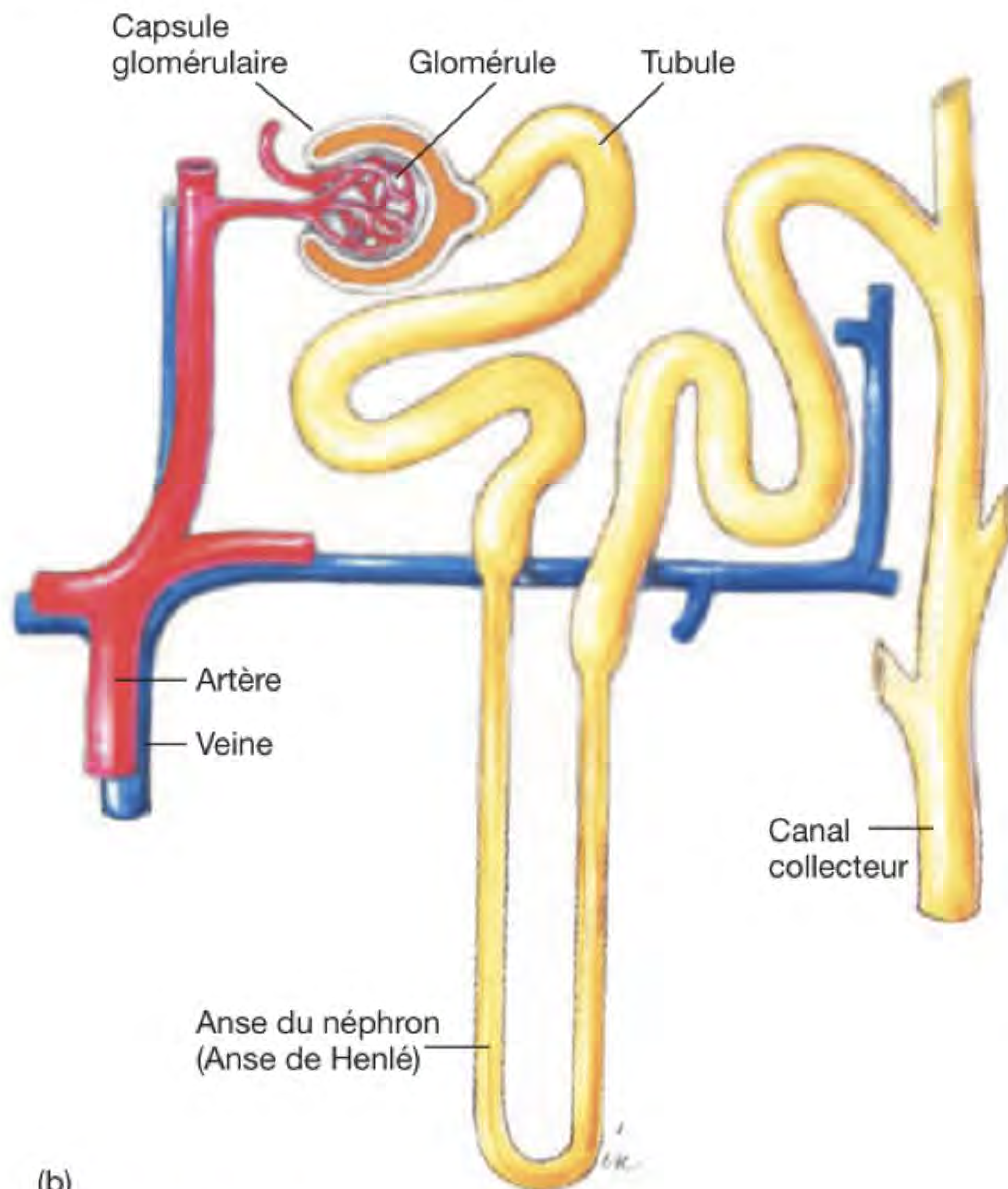
Dans le néphron, unité structuro-fonctionnelle des reins, l'eau et les solutés de faible poids moléculaire sont filtrés à partir du sang à travers la paroi d'un groupe de capillaires formant le glomérule (le filtrat glomérulaire constitue l'urine primitive N. d. T.). Dans la partie tubulaire du néphron de l'eau et les solutés essentiels sont réabsorbés et des ions particuliers sont sécrétés (réabsorption et sécrétion modifient donc la composition du filtrat qui constitue alors l'urine définitive N. d. T.).

La principale adaptation du néphron des mammifères est la mise en place, entre la région proximale et la région distale du tubule, d'une anse appelée anse de Henlé. Les mécanismes de transports qui se réalisent au niveau de l'épithélium de l'anse et des autres régions du tubule sont à l'origine d'une urine définitive qui est plus concentrée que le sang. Les castors produisent une urine deux fois plus concentrée que le sang et les rats kangourous d'Australie en produisent une qui l'est vingt fois plus. Le néphron des reins de mammifères accomplit la même fonction que les glandes à sels nasale et orbitale des reptiles et des oiseaux.

La perte d'eau est variable, dépendant de l'activité, de l'état physiologique et de la température environnante. L'eau est perdue dans l'urine et les fèces, par évaporation des sécrétions des glandes sudoripares et des surfaces respiratoires et au cours de l'allaitement. Les mammifères qui vivent dans des endroits très secs réduisent les pertes d'eau en mettant en jeu des mécanismes comportementaux et physiologiques. Le rat kangourou, ainsi appelé pour sa façon de sauter à l'aide de ses grandes pattes postérieures, est l'exemple même de l'animal qui assure une conservation extrême de l'eau



(a)




(b)

**FIGURE 22.15**

**Ordre des Rongeurs.** (*a*) Le rat kangourou (*Dipodomys ordii*). (*b*) L'anse développée du néphron de cet animal du désert assure la conservation de l'eau et le protège de la déshydratation.

(Figure 22.15). Il est originaire des déserts du sud-ouest des États-Unis et du Mexique et il survit sans boire. Ses fèces sont pratiquement sèches et ses habitudes nocturnes réduisent la perte d'eau par évaporation. La condensation de l'air chaud des voies respiratoires au contact des voies nasales froides minimise la perte d'eau respiratoire. Un régime pauvre en protéines limite la production d'urée et la perte d'eau par excrétion. Les graines dont se nourrit le rat kangourou sont des sources de glucides et de lipides. L'eau est un sous-produit du métabolisme oxydatif des glucides.

## Comportement

Les mammifères ont des comportements complexes de survie. La communication au moyen de signaux visuels est souvent sollicitée. Le poil hérissé, le dos courbé et la bouche ouverte d'un chat sont un message clair qu'il envoie à des chiens curieux ou à d'autres menaces potentielles. L'agitation de la queue d'un chien est aussi un message. Un loup défait dans un combat avec d'autres loups se couche sur le dos et expose ventre et gorge, parties vulnérables de son corps. Des manifestations similaires permettent à un mâle reconnu comme soumis à un autre mâle d'éviter tout conflit à l'intérieur d'un groupe social.

Les phéromones sont des signaux chimiques de communication utilisés pour reconnaître les membres de la même espèce, ceux de sexe opposé et l'état reproductif d'un membre de sexe opposé. Les phéromones induisent également le comportement sexuel, interviennent dans l'établissement et la reconnaissance des territoires, dans l'éloignement des prédateurs. L'odeur joue un rôle clef dans la reconnaissance entre les jeunes et leurs parents. Les wapitis mâles (taureaux) sentent la croupe des femelles pendant la saison de reproduction pour reconnaître celles qui sont dans leur brève période de réception. Ils s'imprègnent de leur urine pour avertir les femelles et les autres mâles de l'état reproductif dans lequel ils sont. Les mammifères de sexe mâle urinent sur les objets qui les entourent pour marquer leur territoire et habituer les femelles à leur odeur. Chez les lapins et les rongeurs, un individu de sexe donné arrose d'urine un individu de sexe opposé pour l'informer de son envie, de son empressement à s'accoupler. Les skons projettent des jets de substances répulsives pour écarter les prédateurs.

La communication auditive et la communication tactile ont une place importante dans la vie des mammifères. Les animaux rassemblés en troupeaux, les uns contre les autres, restent calmes aussi longtemps que les bruits familiers (beuglements, bruits des sabots sur l'herbe sèche ou les ramilles, éructations chez les ruminants) ne s'interrompent pas. Des bruits non familiers déclenchent l'alarme et la fuite.

Vocalisations et communication tactile sont les supports sur lesquels reposent les interactions sociales des primates. La communication tactile va du contact nasogénital (« nosing ») précopulatoire que pratiquent beaucoup de mammifères au comportement d'entretien, de nettoyage. Ce dernier aide à maintenir sains la peau et le pelage, mais renforce les liens sociaux à l'intérieur des groupes de primates.




### Territorialité

Beaucoup de mammifères marquent et défendent certaines aires contre l'intrusion d'autres membres de la même espèce. Le comportement des chats qui frottent leur face ou leur cou contre les humains ou les mobiliers est interprété comme marque d'affection. Les chats, toutefois, font réellement valoir leurs droits sur leurs territoires, utilisant les odeurs des sécrétions de glandes odorantes faciales. Certains comportements territoriaux attirent les femelles dans des sites favorables à l'accouplement et à l'éducation des jeunes et en excluent les autres mâles.

Les lions de mer de Californie (otaries de Californie) (*Zalophus californianus*) établissent leurs territoires sur les plages où les femelles viennent pour mettre bas. Pendant environ deux semaines, les mâles font valoir leurs droits sur les territoires favorables choisis par des vocalisations, diverses manifestations et, parfois, des combats sérieux (Figure 22.16). Les vieux mâles dominants ont généralement plus de réussite dans l'établissement des territoires et les jeunes mâles s'éloignent des plages et vont se nourrir en mer. Les femelles qui atteignent les plages sélectionnent un site pour mettre bas. La sélection du site de naissance est aussi celle du mâle qui va engendrer la progéniture de l'année suivante. L'accouplement



**FIGURE 22.16**

**Ordre des Carnivores.** Lions de mer Californiens (*Zalophus californianus*) sur une plage en pleine saison de reproduction. Les mâles adultes au premier plan vocalisent et prennent des postures.

intervient approximativement après la naissance de la progéniture de l'année précédente. Le développement s'arrête durant trois mois, pendant la période d'allaitement. Ce mécanisme est connu sous le nom de diapause embryonnaire. Ainsi, le développement se déroule sur neuf mois, mais la femelle porte l'embryon et le fœtus, puis allaite le nouveau-né sur une période de un an.

## Reproduction et développement

Dans aucun autre groupe d'animaux, la viviparité n'atteint l'importance qu'elle a chez les mammifères. La viviparité mammalienne implique une grande dépense énergétique de la part de la femelle durant le développement et de la part d'un ou des deux parents pour les soins accordés aux jeunes après la naissance. La viviparité est avantageuse dans le sens où les femelles ne sont pas liées à un site de nidification, mais peuvent errer ou migrer pour trouver la nourriture ou un climat approprié. La viviparité est associée à l'évolution d'une partie du tractus génital, le ou les utérus où les jeunes sont nourris et se développent. (Les oviductes ne se transforment pas en utérus ; ils sont réduits et constituent les trompes N. d. T.).

### *Cycles de reproduction*

La plupart des mammifères ont une ou plusieurs périodes pendant l'année où les ovules deviennent matures et peuvent être fécondés. La reproduction intervient habituellement quand les conditions climatiques et les ressources favorisent le succès du développement. Les mammifères qui vivent dans des environnements où les changements saisonniers sont minimes ou ceux qui sont capables de contrôler les conditions de leur environnement immédiat (les êtres humains par exemple) peuvent se reproduire à n'importe quel moment dans l'année. Ils restent toutefois dépendants des cycles physiologiques de la femelle qui déterminent le moment où les ovules sont fécondables.

La plupart des mammifères femelles ont un **cycle oestrien** (Gr. *oistros*, un désir, une envie) qui comprend une période pendant laquelle elles sont dans leur comportement et physiologiquement réceptives aux mâles. Durant le cycle, les changements hormonaux stimulent la maturation des ovules dans l'ovaire et provoquent l'ovulation (libération d'un ou plusieurs ovules matures des follicules ovariens). Quelques mammifères (lapins, furets et visons) ont une ovulation provoquée par le coït (copulation).

Les hormones induisent aussi des modifications au niveau de l'utérus et du vagin. Pendant la maturation des ovules (phase folliculaire N. d. T.), la muqueuse utérine (l'endomètre N. d. T.) prolifère et devient plus vascularisée, se préparant ainsi à la réception des futurs embryons. Un gonflement de l'aire vaginale avec décharge glandulaire accrue accompagne la prolifération de la muqueuse vaginale. Les mâles montrent un intérêt pour les femelles et celles-ci deviennent réceptives. Si la fécondation n'a pas lieu, l'utérus et le vagin retrouvent leur organisation de repos jusqu'au cycle suivant. Aucun saignement ou élimination de débris de l'endomètre n'est visible.

Beaucoup de mammifères sont monoestriens et ont un cycle oestrien annuel saisonnier. Les chiens sauvages, les ours et les otaries en sont des exemples. Les chiens domestiques sont dioestriens. D'autres mammifères sont polyoestriens. Les rats et les souris ont des cycles qui se répètent tous les quatre ou six jours.

Le cycle menstruel des femmes et des singes au sens large (apes ou singes sans queue et singes à queue) est similaire au cycle oestrien dans le sens où il s'accompagne d'une prolifération périodique de l'endomètre corrélée à la maturation de l'ovule. Si l'ovule n'est pas fécondé, les menstrues (ou règles) – saignement et élimination de débris de l'endomètre – marquent la fin du cycle et le début du cycle suivant. Le Chapitre 29 décrit les cycles menstruel et ovarien humains.

La fécondation se déroule généralement dans le tiers supérieur de l'oviducte dans les heures qui suivent la copulation. Chez quelques mammifères, la fécondation peut être différée. Chez certaines chauves-souris, par exemple, le coït intervient en automne, mais la fécondation est retardée jusqu'au printemps. Les femelles mettent en réserve le sperme dans l'utérus durant plus de deux mois. Cette **fécondation différée** est une adaptation à la dormance hivernale. La fécondation peut avoir lieu dès que les femelles émergent de la dormance plutôt que d'attendre que les mâles atteignent leur état reproductif.

Chez beaucoup d'autres mammifères, la fécondation se déroule juste après le coït, mais le développement de l'embryon s'arrête une ou deux semaines après. Cette **diapause embryonnaire**, initialement décrite chez les otaries, caractérise également les chauves-souris, les ours, les martres et les marsupiaux. La signification adaptative de cette diapause n'est pas la même selon les espèces. Chez l'otarie, elle permet à la mère de mettre bas et de s'accoupler à nouveau pendant un court intervalle sans que ses ressources ne soient mobilisées à la fois par la gestation et l'allaitement. Elle assure aussi que les jeunes soient mis au monde au moment où les ressources favorisent leur survie. Chez quelques chauves-souris, la fécondation intervient à l'automne avant l'hibernation, mais la naissance est reportée au printemps : lorsque les ressources redeviennent abondantes.

### *Modes de développement*

Les monotrèmes sont ovipares. Les ovules sont riches en vitellus. Après fécondation, les glandes coquillières de l'oviducte déposent une coquille autour formant l'œuf composite qui sera pondu. Les femelles d'échidnés incubent leurs œufs dans une poche ventrale. Les œufs d'ornithorynque sont déposés dans des terriers.

Tous les autres mammifères ont un placenta à travers lequel les embryons sont nourris pendant une partie de leur développement. Le sang maternel, non le vitellus, fournit les nutriments.

Chez les marsupiaux, la majeure partie des éléments nutritifs est apportée par le « lait utérin » sécrété par les cellules utérines. Des nutriments diffusent toutefois à partir du sang maternel au niveau d'un sac vitellin richement irrigué qui est en contact avec l'utérus. Cette structure et cette connexion constituent un placenta primitif. La **période de gestation** (temps pendant lequel




# ALERTE SUR LA VIE SAUVAGE

## La loutre de mer (*Enhydra lutris nereis*) du Sud (Californie)

### Statistiques vitales

**Classification :** Phylum des Chordés, classe des Mammifères, ordre des Carnivores

**Répartition :** Côte sud de la Californie

**Nombre restant :** 2 000

**Statut :** Menacée

### Histoire naturelle et statut écologique

Les loutres de mer (*Enhydra lutris*) sont subdivisées en trois sous-espèces sur la base de caractères morphologiques et moléculaires. Leur répartition historique inclut la plus grande partie de la ceinture Pacifique nord, de Hokkaido, au Japon, à l'état de Baja Caifornia ; (Box Figure 22.1). Avant les années 1700, la population de la loutre de mer se situait probablement entre 150 000 et 300 000 individus. Des trois sous-espèces, la loutre du sud (California) (*Enhydra lustris nereis*) est la plus en danger d'extinction.

Les loutres de mer sont les mammifères marins les plus petits (box Figure 22.2). Les mâles matures ont un poids moyen de 29 kg et les femelles un poids de 20 kg. Elles se nourrissent de mollusques, oursins et crabes. Elles utilisent des coquilles ou des rochers pour déloger leurs proies du substrat et pour casser les coquilles et les tests de leur propre nourriture. Contrairement à d'autres mammifères marins elles n'ont pas de couche de graisse pour isoler de l'eau froide .Leur fourrure très épaisse, avec environ 150 000 poils par cm$^2$, assure ce rôle. (La tête humaine a environ 42 000 cheveux par cm$^2$.). Les loutres de mer sont considérées comme des prédateurs clefs de voûte. En ayant comme proies divers herbivores mangeurs de varech, elles stimulent la productivité des lits de varech et augmentent la diversité de cet écosystème. (L'écosystème varech est l'un des plus diversifiés dans les régions tempérées de la terre).



**FIGURE 22.2 La loutre de mer du sud (Californie).** *Enhydra lutris nereis*.




**FIGURE 22.1 Aire de répartition des loutres de mer.** L'aire de répartition des loutres de mer (partie ombrée) se présentait comme une transition graduelle entre les trois espèces. Les loutres de mer du sud (*Enhydra lutris nereis*) occupent maintenant une portion de la côté Californienne entre Half Moon Bay et Gaviota.

Les loutres de mer du sud ont fait face et continuent de faire face à des pressions qui menacent leur survie. Dans les années 1700, elles étaient intensivement chassées pour leur fourrure. Elles sont par ailleurs sensibles aux contaminants présents dans l'écosystème. Des poisons comme les pesticides, les PCBs et la tributyline (un composant des agents anti-salissures utilisés pour les coques des bateaux) s'accumulent dans leurs tissus et les fragilisent. De plus, l'huile répandue par les navires pétroliers, piégée dans les poils de la fourrure, détruit ses capacités isolantes et entraîne rapidement la mort des loutres. Toutes ces pressions ont dévasté les populations de loutres de mer du sud. Il y avait, historiquement, 13 000 à 20 000 loutres de mer du sud sur un territoire qui s'étendait le long de ce qui est maintenant la côte Californienne. Au début des années 1900 on a cru qu'elles étaient éteintes jusqu'à ce qu'un groupe d'entre elles fut observé sur la côte californienne de Big Sur.

Les loutres de mer du Sud sont maintenant protégées par la Convention Internationale de Préservation et de Protection des otaries à fourrure, le Marine Mammal Protection Act et le Endangered Species Act. Les efforts entrepris ont permis de mettre à l'abri des loutres ainsi que d'autres espèces présentes dans l'écosystème du varech. Depuis 1995, la population fluctue entre 2 000 et 3 000 animaux.

l'organisme en développement est dans le tractus génital femelle) chez les marsupiaux varie entre 8 et 40 jours selon les espèces. Elle est courte parce que les marsupiaux sont incapables de soutenir une production d'hormones suffisante pour maintenir les transformations de l'utérus. Après la naissance, les jeunes, miniatures, rampent vers le marsupium, se fixent à une mamelle et tètent pendant 60 à 270 jours pour avoir un apport nutritif supplémentaire (Figure 22.17).

Chez les mammifères euthériens, l'embryon s'implante plus profondément dans la muqueuse utérine. Les tissus embryonnaire et utérin croissent rapidement, se plissent et deviennent très vascularisés formant le placenta. Bien que le sang maternel et le sang fœtal ne se mélangent pas, les nutriments, les gaz et les déchets diffusent entre les deux courants. Les périodes de gestation des euthériens varient de 20 jours (certains rongeurs) à 19 mois (éléphant africain). Après la naissance, le placenta et d'autres tissus qui entouraient le fœtus dans l'utérus sont éliminés (« afterbirth »). Les nouveau-nés de beaucoup d'espèces (les humains par exemple) sont faibles, non autonomes (altriciaux) ; d'autres (cerfs et chevaux) peuvent rapidement marcher et courir (précoces).



(a) (b)

**FIGURE 22.17**

**Ordre des Marsupiaux.** (*a*) Un opossum (*Didelphis marsupialis*) avec des jeunes. (*b*) Les jeunes d'opossum en train de téter dans la poche marsupiale.

### Synthèse de la section 22.3

La peau d'un mammifère assure la protection, mais est à l'origine de beaucoup de caractéristiques mammaliennes. Les dérivés épidermiques comprennent les poils, les griffes et des glandes (incluant les glandes mammaires). Les poils sont impliqués dans le sens du toucher, interviennent également dans l'isolation thermique et dans la communication. Contrairement aux autres amniotes, les dents des mammifères sont spécialisées, adaptées à la réalisation de différentes fonctions et la structure de la dent est utilisée par les zoologistes pour caractériser les taxa. Les mammifères ont un cœur à quatre chambres et des circuits systémique et pulmonaire séparés. La circulation à travers le placenta fournit les nutriments au fœtus et assure les échanges gazeux. Les mammifères excrètent principalement de l'urée et leurs néphrons ont une anse développée qui joue un rôle clef dans la conservation de l'eau. Les mammifères font appel aux comportements, aux phéromones, aux sons et au sens du toucher pour communiquer avec les autres animaux. Les monotrèmes sont ovipares. Les autres mammifères sont vivipares. La plupart des femelles ont un cycle oestrien, période pendant laquelle elles sont réceptives aux mâles. Les femelles de primates ont des cycles menstruels au cours desquels l'utérus est préparé pour recevoir l'œuf fécondé. Après la fécondation, les périodes de gestation peuvent durer de 8 jours (certains marsupiaux) à 19 mois (cas de l'éléphant d'Afrique).

***Quelles sont les modifications apportées au système circulatoire général chez le fœtus des mammifères ? Quelles en sont les conséquences physiologiques ?***

## 22.4 Évolution humaine

### Compétences à acquérir

1. Expliquer les conditions globales qui ont influencé l'évolution de la locomotion bipède chez les premiers singes en Afrique.
2. Décrire une succession d'homininés et les espaces de temps qui sont importants pour comprendre les évènements de l'évolution humaine.
3. Décrire le rôle joué par l'évolution culturelle dans le développement des sociétés humaines.

Avant que les théories modernes de l'évolution n'aient émergé, les questions sur les origines de l'homme absorbaient la pensée et alimentaient les débats enflammés. Aujourd'hui, les paléontologistes cherchent les restes fossiles, les paléoécologistes étudient les contraintes environnementales dans lesquelles les premiers hommes étaient placés, les biologistes moléculaires analysent les séquences génétiques des primates, les cytologistes se penchent sur la garniture chromosomique des primates, les taphonomistes étudient les modalités de la fossilisation et les éthologistes s'attachent à comprendre le comportement des primates sociaux. Toutes ces investigations ont apporté une richesse d'informations qui documentent de façon impressionnante l'origine des humains à l'intérieur du lignage primate.

### Qui sont les primates ?

Les primates ont fait leur apparition à la fin du crétacé, il y a environ 65 millions d'années. Les espèces ancestrales furent vraisemblablement des insectivores qui couraient sur les branches des arbres ou sur le sol. Les habitudes arboricoles et la transition vers une activité diurne favorisèrent la vision des couleurs comme moyen principal pour localiser la nourriture et assurer une démarche encore incertaine. Les yeux de la majorité des mammifères sont sur les côtés de la tête, mais les yeux des primates sont situés en avant, en position frontale. Une telle localisation crée un champ de vision binoculaire étendu permettant une perception de la profondeur. Parmi les autres caractéristiques des primates qui peuvent être reliées aux origines arboricoles on peut citer le déplacement du centre de gravité au-dessus des pattes postérieures, les ongles qui protègent l'extrémité des doigts allongés, des coussinets ou pelotes élastiques aux mains et aux pieds utilisés pour explorer l'environnement et jouer le rôle d'amortisseurs et des crêtes de friction pour s'accrocher aux branches des arbres. Le pouce de la main, parfois également celui du pied, sont opposables permettant ainsi de saisir à la manière d'une pince la branche ou un autre objet (mains et pieds préhensiles N. d. T.).

Les primates sont subdivisés en deux sous-ordres (Tableau 22.2). L'un comprend les lémurs, le aye-aye et les bébés de brousse (galagos). L'autre rassemble les tarsiers, les singes du Nouveau et de l'Ancien Monde, les gibbons, les gorilles, les chimpanzés, l'orang-outan et les humains (Figure 22.18). Les quatre derniers sont des apes (singes sans queue encore dénommés singes hominoïdes) et membres d'une famille, celle des Hominidés. Jusqu'à récemment les humains étaient

**TABLEAU 22.2**
**Classification des Primates**

| TAXON | NOM COMMUN | DISTRIBUTION |
|---|---|---|
| **Sous-ordre Strepsirhini** | | |
| Sept familles | Lémures, aye-aye, bébés de brousse (galagos) | Madagascar, Afrique et Asie |
| **Sous-ordre** | | |
| **Haplorhini** | | |
| **Familles** | | |
| Tarsidae | Tarsiers | Asie du Sud-Est |
| Callitrichidae | Ouistitis et tamarins | Amérique centrale et du sud |
| Cebidae | Singes capucins | Amérique centrale et du sud |
| Cercopithecidae | Mandrills, babouins macaques | Afrique et Asie |
| Hylobatidae | Gibbons et siamang | Asie |
| Hominidae | | |
| **Sous-familles** | | |
| Ponginae | Orang-outan | Asie |
| Homininae | | |
| **Tribus** | | |
| **Gorillini** | *Gorilles* | Afrique |
| Homini | *Pan* (chimpanzé), *Sahelanthropus*, *Ardipitheus*, *Australopithecus*, *Homo* | Afrique (*Homo*, dans le monde entier) |

classés dans une famille distincte et séparée des gorilles, chimpanzés et ourang-outans. Les analyses de l'ADN et des chromosomes, toutefois, révèlent une proche parenté des humains et des chimpanzés, comparable à celle d'espèces d'un même genre. Dans le système de classification adopté dans le Tableau 22.2 les chimpanzés et les hommes appartiennent à des genres différents, mais à la même sous-famille (les Homininés) et la même tribu (Hominines). Le terme de « hominine » fait référence aux chimpanzés et aux autres membres du lignage humain. (Le terme de « hominide » implique des relations plus distantes à l'intérieur des apes).

## Évolution des Hominines

Les premiers apes (hominoïdes) sont apparus il y a 25 millions d'années. Leur évolution a été fortement influencée par la géographie et le climat. Une dérive continentale a isolé ceux d'Asie de ceux d'Afrique. L'Afrique était tropicale à ce moment. Le climat et la géographie ont ensuite changé favorisant l'évolution. À 20 millions d'années environ, les températures globales devinrent plus froides. Les régions tempérées se sont étendues et les saisons devinrent plus prononcées. Une activité tectonique intense dans la région orientale de l'Afrique fut à l'origine d'un soulèvement général puis d'effondrements successifs avec formation de rifts, véritables barrières de pluie et ceintures de sécheresse. Des cassures fragmentèrent alors la forêt tropicale qui fit place, dans les régions asséchées de l'est à des savanes. Ces cassures séparèrent et isolèrent les populations d'hominoïdes africains. À l'est, ils devinrent terrestres, se nourrissant de graines, de tubercules et d'animaux de pâture morts. Une posture dressée devait assurer une meilleure vue des prédateurs tout en libérant les mains pour récupérer la nourriture, donner les soins aux jeunes et utiliser des outils. Les adaptations qui aboutirent à l'évolution vers la locomotion terrestre s'accumulèrent pendant quelques millions d'années. Quelques-unes des nombreuses adaptations touchant le squelette, considérées par les paléontologistes comme des preuves de l'acquisition d'un type de locomotion bipède, sont décrites ci-après.

Les adaptations concernent l'équilibre et permettent au poids du corps d'être supporté par deux membres et non quatre. Chez les humains, la colonne vertébrale est courbée de façon à ce que le centre de gravité soit aligné avec l'axe de support (Figure 22.19). De plus, les vertèbres augmentent de taille du cou au pelvis parallèlement à l'augmentation de la force de compression. Une autre modification du squelette en relation avec la bipédalie est la réduction de la taille des processus épineux des vertèbres cervicales. Elle doit être mise en relation avec la réduction de la musculature du cou suite à la position de la tête, au sommet et dans le prolongement de la colonne vertébrale plutôt qu'à l'horizontale et perpendiculaire à celle-ci.

La locomotion bipède est également associée à des modifications du squelette des appendices. Contrairement à la marche d'articulation et la marche arboricole de type brachiation des singes, les membres antérieurs courts des humains ne sont pas utilisés dans la locomotion bipède. Le pelvis, court et large, transmet directement le poids du corps aux jambes, maintient le diamètre du canal de naissance et fournit des surfaces pour l'ancrage des muscles des jambes. Le fémur des humains fait un angle au niveau du genou avec l'axe du corps (*voir Figure 22.19*). Cela place les pieds sous le centre de gravité lors de la marche, d'où une foulée égale comparée au dandinement des autres hominoïdes.

Bien que non nécessairement en relation directe avec la locomotion bipède, des transformations du crâne ont aussi accompagné l'évolution humaine. La face des humains est moins proéminente que celle des autres hominoïdes. Cette modification va de pair avec l'expansion de la portion antérieure du crâne et l'agrandissement du cerveau. Les autres modifications sont une réduction de la taille des mâchoires, des dents et des os qui contribuent à la formation des crêtes au-dessus des yeux (crêtes supraorbitales formant le bourrelet sus-orbitaire).

### *Les premiers homininés*

L'évolution des premiers homininés s'est déroulée entre 7 et 5 millions d'années. D'importantes découvertes récentes complètent les connaissances acquises sur ces espèces. En 2001, un homininé appelé *Sahelantropus tchadensis* fut découvert en Afrique Centrale. Son crâne presque complet et des fragments de mâchoire inférieure et de dents révèlent un mélange de caractères d'ape et d'homininé. Ces traits et la datation située entre 6 et 7 millions ont permis de suggérer qu'il vivait au moment où les lignées des chimpanzés et des humains ont divergé (Tableau 22.3 et Figure 22.20). L'homininé

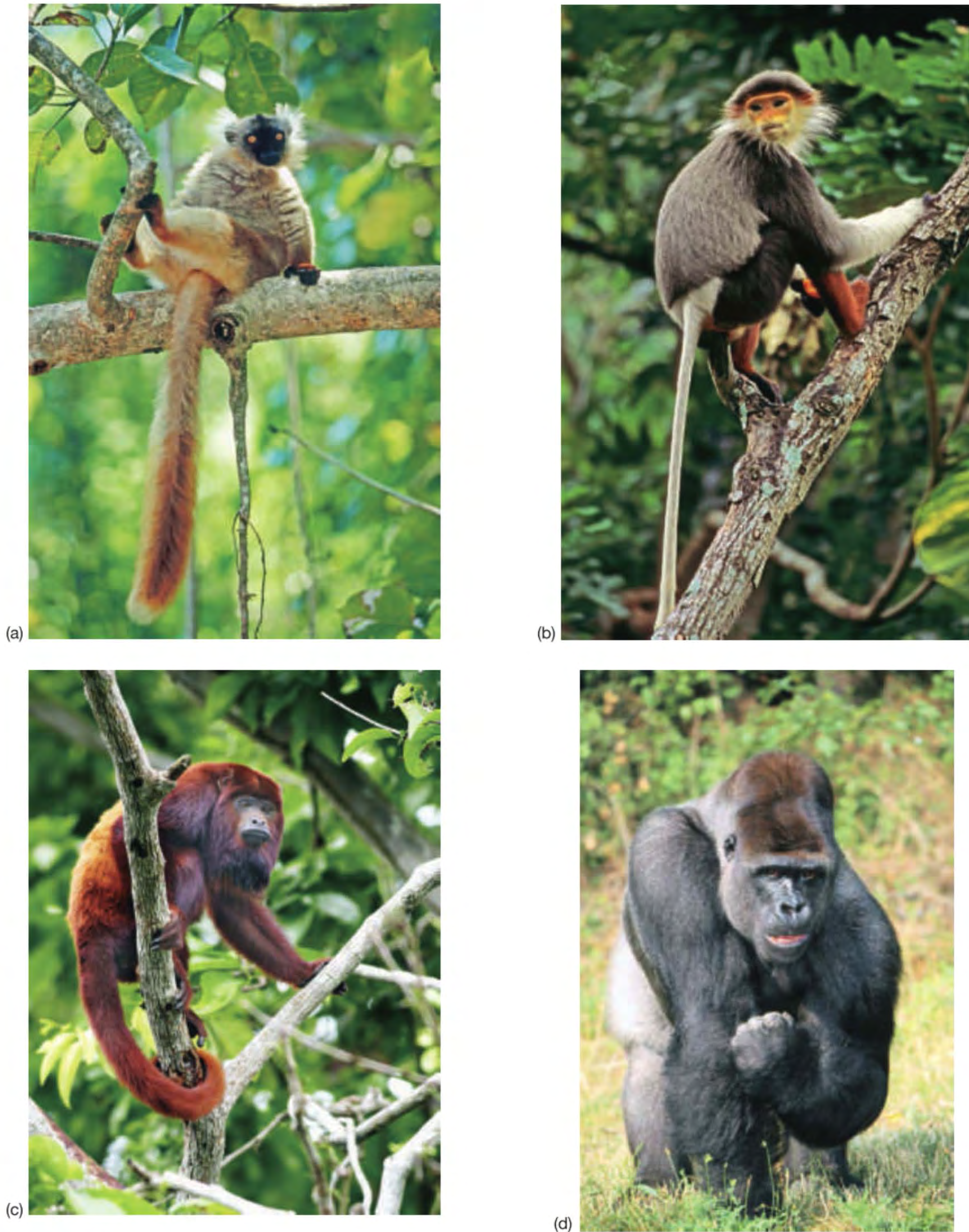


**FIGURE 22.18**

**Primates. (a)** On trouve les lémuriens uniquement sur l'île de Madagascar. Leurs yeux sont en partie disposés vers le front, permettant une certaine vision binoculaire. Ils ont des pattes postérieures plus longues que les pattes antérieures avec des doigts allongés. Un lémurien noir (*Eulemur macaco macaco*) est montré ici. (*b*) Les singes de l'ancien monde sont présents en Afrique, en Asie, au Japon et aux Philippines. Ils utilisent leur queue comme balancier, mais elle n'est pas préhensile (ne saisit pas). Un douc (singe) langur (*Pygathrix nemaeus nemaeus*) est montré ici. (*c*) Les signes du nouveau monde sont trouvés en Amérique Centrale et du Sud. Ils ont une queue préhensile. La photo présentée est celle d'un singe hurleur rouge (*Alouatta seniculus*). (*d*) Les gorilles (*Gorilla gorilla*), avec les chimpanzés, les orangs-outans et les hommes appartiennent à la famille des Hominidés.

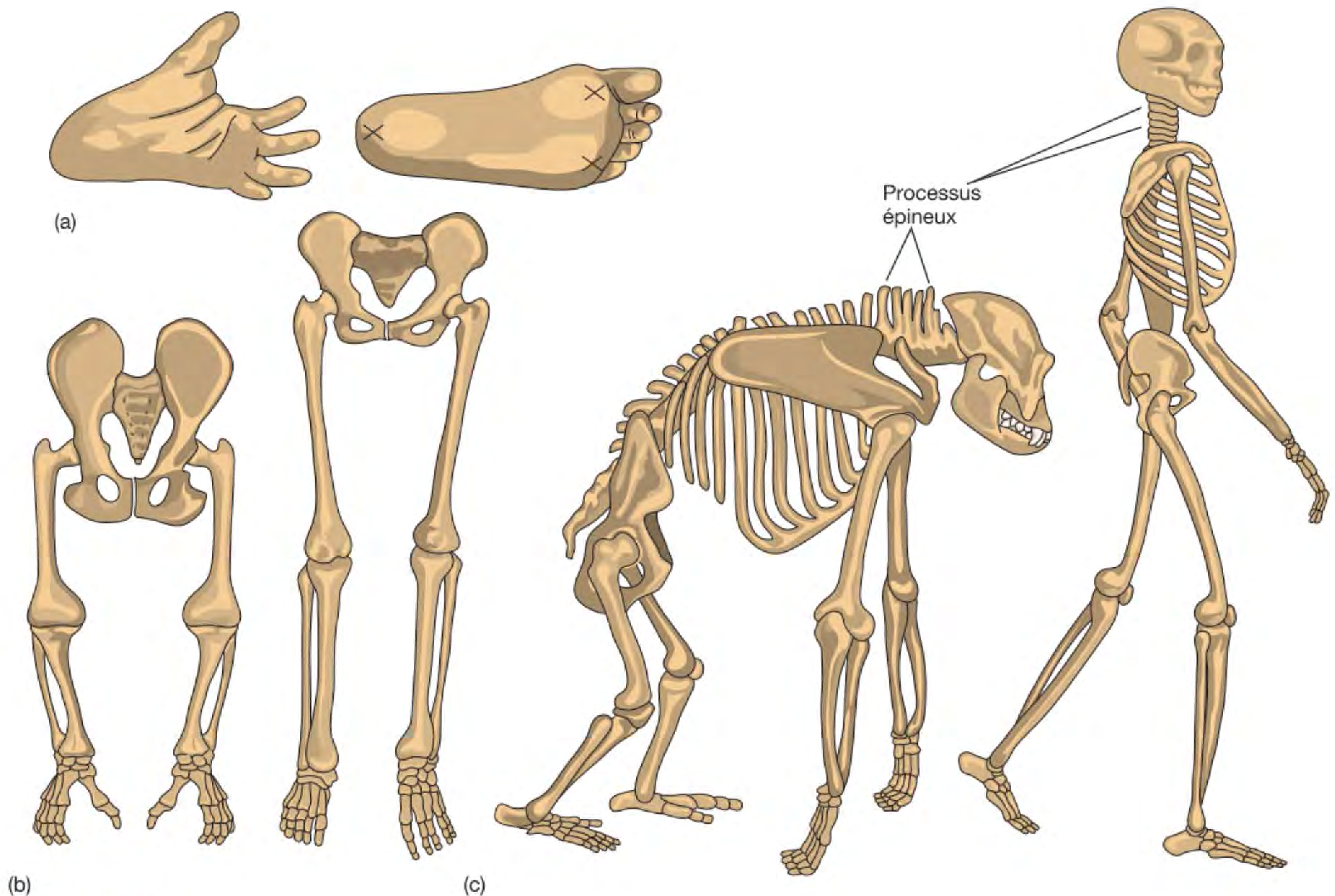



**FIGURE 22.19**

**Comparaison des squelettes des Humains et des autres Apes.** (*a*) Le gros orteil de l'homme n'est pas opposable ; il est parallèle aux autres doigts. Les surfaces qui supportent le poids (marquées d'un X) forment un trépied stable. (*b*) Le fémur humain fait un angle en direction du centre de gravité du corps. Cela rend la foulée plus droite que le « dandinement » des autres apes. (*c*) La ceinture pelvienne des humains est relativement courte et transmet le poids de la partie supérieure du corps directement aux jambes. Chez les autres apes, le poids est supporté par les bras et le pelvis est plus allongé. La grande courbure de la colonne vertébrale aligne les vertèbres avec le centre de gravité du corps. La colonne vertébrale des autres apes ressemble à une arche à laquelle est suspendue la masse du corps. Les processus épineux des vertèbres cervicales des autres apes, très développés, servent à l'attachement des muscles pour supporter la tête à l'extrémité de la colonne vertébrale.

fossile le plus ancien suivant est *Ardipithecus ramidus*, datant de 5,8 millions d'années. De toute évidence ces individus de 122 cm de haut étaient bipèdes. Les fossiles trouvés au voisinage de cette espèce permettent de supposer qu'elle vivait dans la forêt.

De nombreux fossiles du genre *Australopithecus* ont été mis à jour depuis 1974. Ils datent de plus de 4 millions d'années et correspondent à des formes qui pratiquaient la locomotion bipède. La découverte d'un squelette pratiquement complet de *A. afarensis* en 1974 en Afrique de l'Est est l'une des plus importantes (Figure 22.21). Surnommé « Lucy », ce fossile, et d'autres découverts depuis, datés de 3,9 à 3 millions d'années, montrent un pelvis et un membre postérieur qui ne font aucun doute sur leur bipédie. Les femelles étaient plus petites que les mâles et les tailles variaient de 107 à 152 cm. *A. africanus* a vécu entre 3 et 2 millions d'années. Son corps et son cerveau étaient sensiblement plus grands que ceux de *A. afarensis*. La forme de la mâchoire et la taille des dents sont plus proches de celles de *Homo* que de *A. afarensis*. La découverte en 2010 d'un autre australopithèque en Afrique du Sud, *A. sediba*, a conduit les paléontologistes à revoir l'hypothèse initialement formulée selon laquelle *A. africanus* de l'Afrique de l'Est pouvait être très proche des précurseurs des membres du genre *Homo*. *A. sediba*, daté à moins de 2 millions d'années, révèle une combinaison unique de caractéristiques d'australopithèques et de *Homo* qui autorise certains à penser que les racines de notre genre doivent être recherchées en Afrique du sud et non en Afrique de l'Est.

## *Homo*

Les critères d'appartenance des fossiles au genre *Homo* divisent les paléontologistes. Il y a, toutefois, un consensus pour admettre la succession de six espèces dans le genre *Homo*. *H. habilis* est appelé « homme manuel » en raison de la présence d'outils de pierre associés à ses fossiles. La taille du cerveau est intermédiaire entre celle des derniers australopithèques et celle des dernières espèces d'*homo*. Les moules de leurs crânes montrent la présence d'une aire de Broca, essentielle pour le langage (cette aire contrôle les muscles des lèvres, des mâchoires, de la langue, du voile du palais et des cordes vocales mis en jeu pendant l'élocution N. d. T.). *H. habilis* vécut entre 2,4 et 1,5 million d'années. *H. erectus* a vécu autour de 1,5 million d'années (en fait entre 1,8 million et 300 000 ans). Il

**TABLEAU 22.3**
**Evènements marquants de l'évolution des Homininés**

| ESPÈCES | TAILLE DU CERVEAU | STATURE | BIPEDISME ? | ANNÉES DE PRÉSENCE |
|---|---|---|---|---|
| *Sahelanthropus tchadensis* | 350 $cm^3$ | ? | Possible | 7 – 6 millions |
| *Australopithecus ramidus* | ? | 122 cm | Possible | 5,8 – 4 millions |
| *Australopithecus anamensis* | ? | ? | Probable | 4,2 – 3,9 millions |
| *Australopithecus afarensis* | 375 – 550 $cm^3$ | 107 – 152 cm | Oui | 3,9 – 3 millions |
| *Australopithecus africanus* | 420 – 500 $cm^3$ | ? | Oui | 3 – 2 millions |
| *Homo habilis* | 500 – 800 $cm^3$ | 127 cm | Oui | 2,4 – 1,5 millions |
| *Homo erectus* | 750 – 1 225 $cm^3$ | 160 – 180 cm | Oui | 1,8 million – 300 000 |
| *Homo heidelbergeinsis* | 1 200 $cm^3$ | ? | Oui | 500 000 – 200 000 |
| *Homo neanderthalensis* | 1 450 $cm^3$ | 170 cm | Oui | 230 000 – 30 000 |
| *Homo sapiens* | 1 350 $cm^3$ | 180 cm | Oui | 195 000 – actuel |

| EVÈNEMENTS MARQUANTS | ETENDUE DU REGISTRE FOSSILE |
|---|---|
| Le plus vieil homininé connu | Un crâne |
| | Trois sites fossilifères avec fragments de mâchoires, dents et fragments d'os du bras. |
| | Trois sites fossilifères avec fragments de mâchoires, d'humérus et de tibia. |
| | Multiples sites fossilifères et nombreux individus incluant le spécimen de « Lucy » complet à 40 % et un autre spécimen complet à 70 %. |
| | Multiples sites fossilifères et nombreux individus. Crâne, pelvis, vertèbres et os longs. Plus un crâne presque complet d'un enfant âgé d'environ trois ans. |
| Possibilité de langage rudimentaire<br>Utilisation d'outil de pierre primitif | Multiples sites fossilifères avec nombreux restes squelettiques comprenant crânes et os de bras et de jambe. |
| Outils de pierre plus sophistiqués et feu | Multiples sites fossilifères avec nombreux restes squelettiques comprenant des crânes et un squelette presque complet de « Turkana boy », individu âgé de10 ou 11 ans découvert près du lac Turkana au Kenya. |
| | Multiples sites fossilifères avec crânes et dents. |
| Outils plus avancés et armes<br>Rituels funéraires<br>Construction d'abris. | Multiples sites fossilifères avec squelettes pratiquement complets. |
| Outils plus perfectionnés et armes<br>Développement de l'art | Multiples sites fossilifères avec squelettes pratiquement complets. |

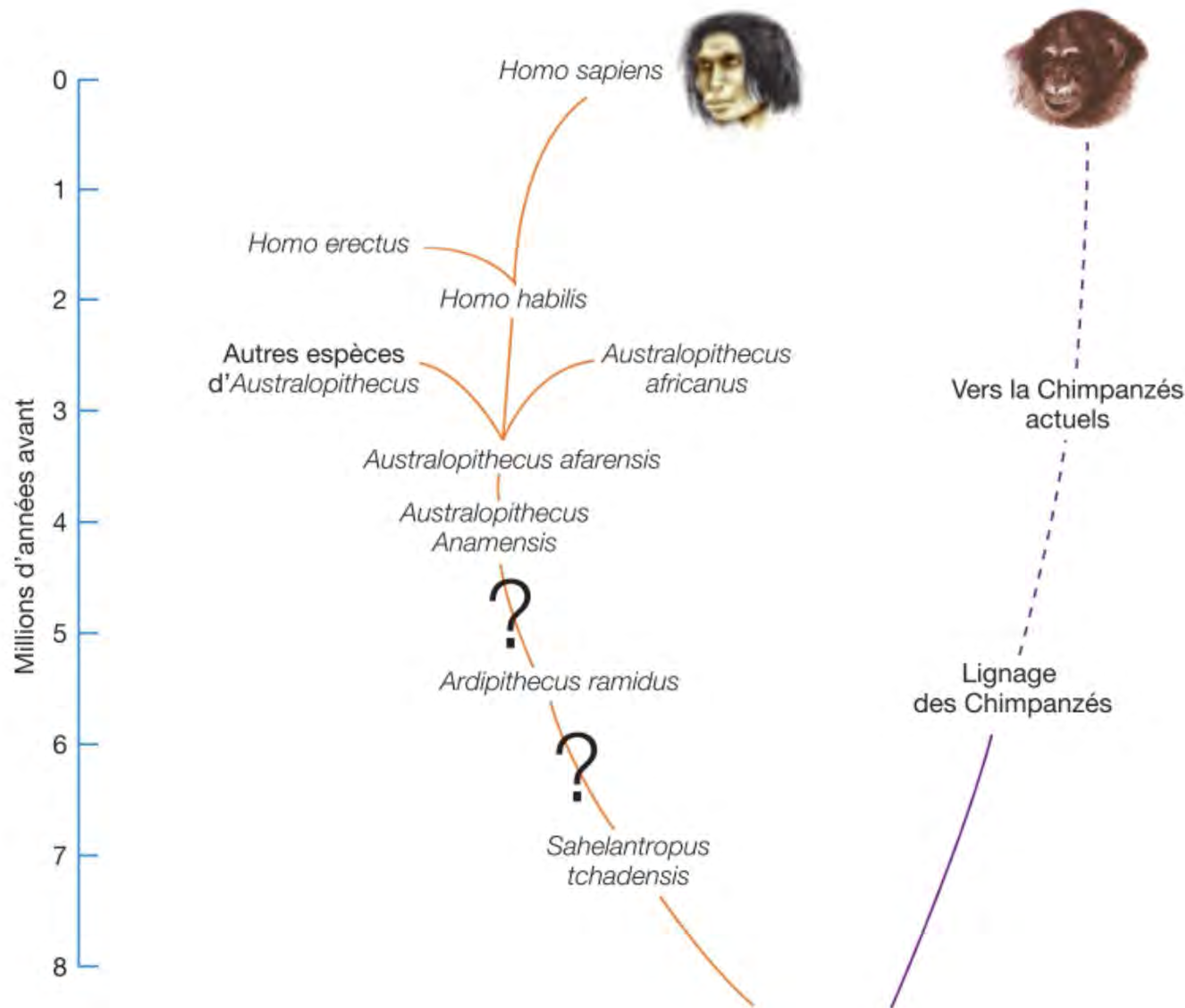



**FIGURE 22.20**

**Évolution humaine.** Cette illustration donne les temps approximatifs et les séquences possibles de l'évolution humaine. Certaines voies font l'objet de débats et toutes les espèces fossiles ne sont pas mentionnées. Les fossiles de *A. sediba* d'Afrique du Sud, âgés de deux millions d'années, apportent la preuve, pour certains paléontologistes, que le genre *Homo* est originaire de l'Afrique du sud.



**FIGURE 22.21**

**Australopithecus afarensis.** Ce fossile, nommé « Lucy », fut découvert en 1974. Il est daté entre 3,9 et 3,0 millions d'années et révèle une structure du pubis et de la jambe qui ne laisse aucun doute sur son bipédisme.

se répandit largement à partir de son site d'émergence en Afrique. Des fossiles, en effet, ont été mis à jour en Afrique, en Europe, en Chine (Homme de Pékin), en Indonésie. Les objets façonnés trouvés dans les campements qu'il occupait révèlent la confection d'outils de pierre plus sophistiqués, la pratique de la chasse et l'utilisation du feu. Un site en Chine renfermait des accumulations de cendres de 6 m d'épaisseur.

Les espèces qui suivirent furent initialement considérées comme les sous-espèces de *Homo sapiens*. Elles sont maintenant élevées au rang d'espèces. *H. Heidelbergeinsis*, apparu il y a environ 500 000 ans, a été remplacé par *H. Neanderthalensis* entre 230 000 et 30 000 années. Les Néanderthaliens vivaient principalement dans les climats froids et les proportions de leur corps sont caractéristiques d'individus de taille relativement petite, mais robuste. Leurs os étaient épais, lourds et la musculature devait être puissante. Ils ont été trouvés dans toute l'Europe et le Proche-Orient et vivaient dans des cavernes et des abris en bois. Ils utilisaient des outils diversifiés en pierre, os, bois de cerfs (andouillets), ivoire et observaient des rituels funéraires. *Homo sapiens* a fait son apparition en Afrique, il y a 195 000 ans. En plus de créer des outils plus sophistiqués qu'il utilisait pour confectionner des vêtements, pour sculpter, graver et chasser, il élaborait des productions artistiques – notamment les peintures spectaculaires des grottes comme celles de Lascaux, en France (Figure 22.22). Pendant les 200 000 années de notre histoire, les changements vers des molaires de plus petite taille et une perte de la robustesse sont évidents. Les hommes tout à fait modernes firent leur apparition il y a 30 000 ans environ.

## Évolution culturelle – Un processus de changement propre à l'homme

La culture peut être définie comme un système de comportements non déterminés génétiquement, de symboles, de croyances,



**FIGURE 22.22**

**Peinture d'*Homo sapiens* dans une grotte.** Des peintures comme celle-ci à Lascaux, France, furent probablement associées à des rituels destinés à porter chance aux chasseurs. Ces grottes n'ont pas révélé d'autres preuves d'une habitation humaine.

d'institutions, et de caractéristiques technologiques caractéristique d'un groupe et transmis au fil des générations. Bien qu'une capacité rudimentaire pour la culture soit reconnue chez les autres animaux, la culture est considérée comme un trait prédominant de l'homme. Il y a évolution culturelle quand les cultures changent au cours du temps. C'est une évolution dans le sens où il y a changement, mais ce n'est pas une évolution organique, car elle est principalement basée sur l'apprentissage plutôt que sur des changements génétiques. Faire la distinction entre ce qui n'est pas génétique de ce qui l'est est très difficile. Notre capacité à apprendre dans le passé, puis à transférer les informations aux générations futures est liée à l'évolution des cerveaux vers une taille plus importante. Les changements génétiques et non génétiques s'entremêlent au cours de la majeure partie de notre histoire. Comme chasseurs et cueilleurs, les hommes ont appris à confectionner des outils, des abris et des vêtements. Ils ont appris à domestiquer et utiliser le feu. Cette connaissance s'est rapidement transmise dans les populations au fil des générations – en raison du développement des régions du cerveau supports de la capacité d'instruction, de discussion et de négociation. En même temps que les populations s'accroissaient, les hommes comprirent que les ressources naturelles n'étaient pas illimitées. Certains sites de campement devinrent des communautés permanentes, lorsque les humains apprirent à cultiver et récolter le grain comme supplément aux ressources de la chasse et de la cueillette. Le début de la révolution agricole bâtit son plein dans le Croissant Fertile du Moyen-Orient, il y a environ 10 000 ans. Ces technologies se répandirent rapidement en Chine vers 7 000 ans et l'Amérique Centrale vers 5 000 ans. La domestication des animaux et l'avènement de la métallurgie, autour de 8 000 ans rendirent l'agriculture et le combat plus efficaces. De bonnes récoltes permirent de subvenir aux besoins de populations plus grandes. Nous regardâmes vers une nouvelle direction qui allait changer la face de la planète. L'industrialisation a procuré des avantages, mais a laissé des cicatrices, comme l'extinction imminente de beaucoup d'espèces. La Révolution industrielle nous rappelle que l'évolution biologique et l'évolution culturelle partagent un point commun – le progrès n'est pas garanti pour chacun. Enfin, nous sommes au milieu d'une autre révolution – la « révolution génétique ». Nous commençons seulement à faire l'expérience de son influence. Seule une perspective historique, lorsqu'elle pourra être établie avec le temps, révèlera sont impact réel.

## Synthèse de la section 22.4

Les primates ancestraux évoluèrent à partir de formes arboricoles. La famille des Hominidés comprend le lignage des homininés, représenté actuellement par les chimpanzés et les humains. Le refroidissement global vers 20 millions d'années a eu pour conséquence l'expansion des savanes en Afrique. Les apes africains se déplacèrent des habitats arboricoles vers des habitats terrestres (des arbres au sol). La locomotion bipède a évolué comme une adaptation à la vie dans la savane et à la bordure de la forêt. L'apparition des premiers homininés a débuté il y a 7 millions d'années environ. Le genre *Homo* a émergé il y a à peu près 2,4 millions d'années et notre espèce date de 195 000 ans. Les changements dans les cultures humaines sur les 30 000 dernières années ont conduit à des innovations dans l'agriculture, à l'avènement de la métallurgie, à la Révolution industrielle et la révolution génétique.

***En quoi les évènements évolutifs qui intervinrent précocement dans le lignage humain diffèrent-ils de ceux des 30 000 dernières années ?***

## Résumé

**22.1 Perspective évolutive**
Les caractéristiques mammaliennes ont évolué au sein du lignage synapside sur une période d'environ 200 millions d'années. Les mammaliens ont évolué à partir d'un groupe de synapsides appelé thérapsides.

**22.2 Diversité des Mammifères**
Les mammifères actuels comprennent les monotrèmes, les marsupiaux et les mammifères placentaires.

**22.3 Pressions évolutives**
Le poil (pelage) est propre aux mammifères. Il est impliqué dans la perception sensorielle, la régulation de la température et la communication.

Les mammifères ont des glandes sébacées, sudoripares, odorantes et mammaires.

Les dents et les tractus digestifs des mammifères sont adaptés à différentes habitudes nutritives. Des dents plates et broyeuses et des structures de fermentation pour la digestion de la cellulose caractérisent les herbivores. Les mammifères prédateurs ont des dents pointues pour tuer les proies et les déchirer.

Le cœur des mammifères a quatre chambres et les circuits circulatoires sont adaptés pour le développement vivipare.

Les mammifères possèdent un diaphragme qui modifie la pression intrathoracique et qui aide à la ventilation des poumons.

La thermorégulation des mammifères implique la production de chaleur métabolique, l'isolation thermique par le pelage et certains comportements.

Les mammifères réagissent à des environnements défavorables par la migration, le sommeil hivernal et l'hibernation.

Le système nerveux des mammifères est similaire à celui des autres vertébrés. Olfaction et audition furent des sens importants pour les premiers mammifères. Vision, audition et goût sont les sens dominants des mammifères actuels.

Le produit d'excrétion azoté des mammifères est l'urée ; le rein est adapté pour éliminer une urine concentrée.

Les mammifères ont des comportements complexes pour favoriser leur survie. Les signaux visuels, les phéromones et les signaux auditifs et tactiles sont importants dans la communication animale.

La plupart des mammifères ont des périodes déterminées dans l'année pour la reproduction. Les femelles de mammifères ont des cycles oestriens ou menstruels. Les monotrèmes sont ovipares. Tous les autres mammifères nourrissent leurs fœtus par un placenta.

**22.4 Évolution humaine**
Les apes ont divergé des autres primates il y a environ 25 millions d'années. Le lignage des humains remonte à 7 millions d'années après sa séparation d'avec celui des chimpanzés. Un important registre fossile documente tous les changements qui ont marqué notre histoire évolutive.

## Questions de révision sur les concepts

1. Les membres de cette classe comprennent les monotrèmes et, comme exemples, l'échidné et l'ornithorynque.
   a. Protothériens
   b. Thériens
   c. Euthériens
   d. Métathériens
2. Les mammifères placentaires appartiennent à l'infraclasse des
   a. Protothériens.
   b. Thériens.
   c. Euthériens
   d. Métathériens.
3. Ces glandes sont associées aux follicules pileux et leurs sécrétions huileuses lubrifient et imperméabilisent la peau et le pelage des mammifères.
   a. Glandes sébacées
   b. Glandes sudoripares
   c. Glandes à musc
   d. Glandes mammaires
4. Les mammifères ont des dents qui sont spécialisées pour différentes fonctions. Ceci porte le nom de condition ________ __________.
   a. homodonte
   b. hétérodonte
   c. odontophore
5. Les chimpanzés et les humains sont tous membres du même lignage de primate. Lequel, parmi les lignages suivants, est le plus petit qui les inclut ?
   a. Hominidés
   b. Haplorhini
   c. Hominini
   d. Homininés

## Questions d'analyse et d'application

1. Pourquoi la structure de la dent est-elle importante pour l'étude des mammifères ?
2. Que doit avoir en commun l'évolution du palais secondaire avec l'évolution de cœurs complètement séparés en quatre chambres ?
3. Pourquoi la classification des mammifères sur la base d'habitudes nutritives n'est-elle pas utile pour les études phylogénétiques ?
4. Dans quelles circonstances l'endothermie est-elle désavantageuse pour un mammifère ?
5. Qu'est-ce que l'ovulation induite ? Pourquoi pourrait-elle être adaptative pour un mammifère ?
6. Pensez-vous que l'utilisation de l'outil a été sélectionnée pour augmenter l'intelligence ou que l'augmentation de l'intelligence (peut-être sélectionnée par des comportements sociaux) a favorisé l'utilisation de l'outil. Expliquez.



# 23

# Protection, support, et mouvement

Chez les animaux, structure et fonction ont évolué en parallèle. Les résultats de cette évolution sont la protection, le support et le mouvement. Les systèmes tégumentaires, squelettiques et musculaires sont principalement responsables de ces fonctions.

## Plan du chapitre



## 23.1 Protection : Systèmes tégumentaires

### Compétences à acquérir

1. Décrire le système tégumentaire des invertébrés.
2. Expliquer la différence entre poil et ongles.

Le **tégument** (L. *integumentum*, couverture) est le revêtement externe de l'animal. Il le protège des agressions mécaniques et chimiques et de l'invasion par les microorganismes. Beaucoup d'autres fonctions assurées par les téguments ont évolué dans différents groupes d'animaux. Parmi elles on peut citer, la régulation de la température du corps ; l'excrétion des produits de déchet ; la formation de la vitamine D3 par action des radiations solaires ultraviolettes sur un dérivé du cholestérol présent dans la peau ; la réception de stimuli de l'environnement comme la douleur, la température et la pression ; la locomotion ; les mouvements de nutriments et de gaz.

### Le système tégumentaire des Invertébrés

Le revêtement externe des protozoaires unicellulaires est la **membrane plasmique**. Cette membrane est structuralement et chimiquement identique à la membrane plasmique des organismes multicellulaires (*voir Figure 2.4*). Chez les protozoaires, la surface cellulaire est très grande comparativement au volume et les échanges de gaz ainsi que l'élimination des déchets solubles se font par simple diffusion. Cette surface importante facilite également la capture des nutriments dissous dans les fluides environnants. D'autres protozoaires, comme *Paramecium*, ont un épais manteau protéique appelé **pellicule** (L. *pellicula*, peau fine) qui double la membrane plasmique. La pellicule offre une protection renforcée face à l'environnement, mais est également une structure semi-rigide qui transmet la force des cils et des flagelles au corps entier pendant le déplacement.

La plupart des invertébrés multicellulaires ont un tégument qui comprend une simple couche de cellules épithéliales columnaires (Figure 23.1). Cette couche externe, l'**épiderme** (Gr. *epi*, dessus + *derm*, peau), repose sur une membrane basale sous laquelle se situe une fine épaisseur de fibres et cellules conjonctives. Les cellules épidermiques peuvent être ciliées. L'épiderme de certains invertébrés renferme également des cellules glandulaires qui sécrètent du matériel non cellulaire formant une enveloppe autour d'une partie plus ou moins importante du corps.

Certains invertébrés ont le corps recouvert d'une **cuticule** (L. *cuticula, cutis*, peau) de structure très variable d'un groupe à un autre (Figure 23.2). Chez les rotifères, par exemple, elle est fine et élastique, alors que chez d'autres (crustacés, arachnides, insectes) elle est

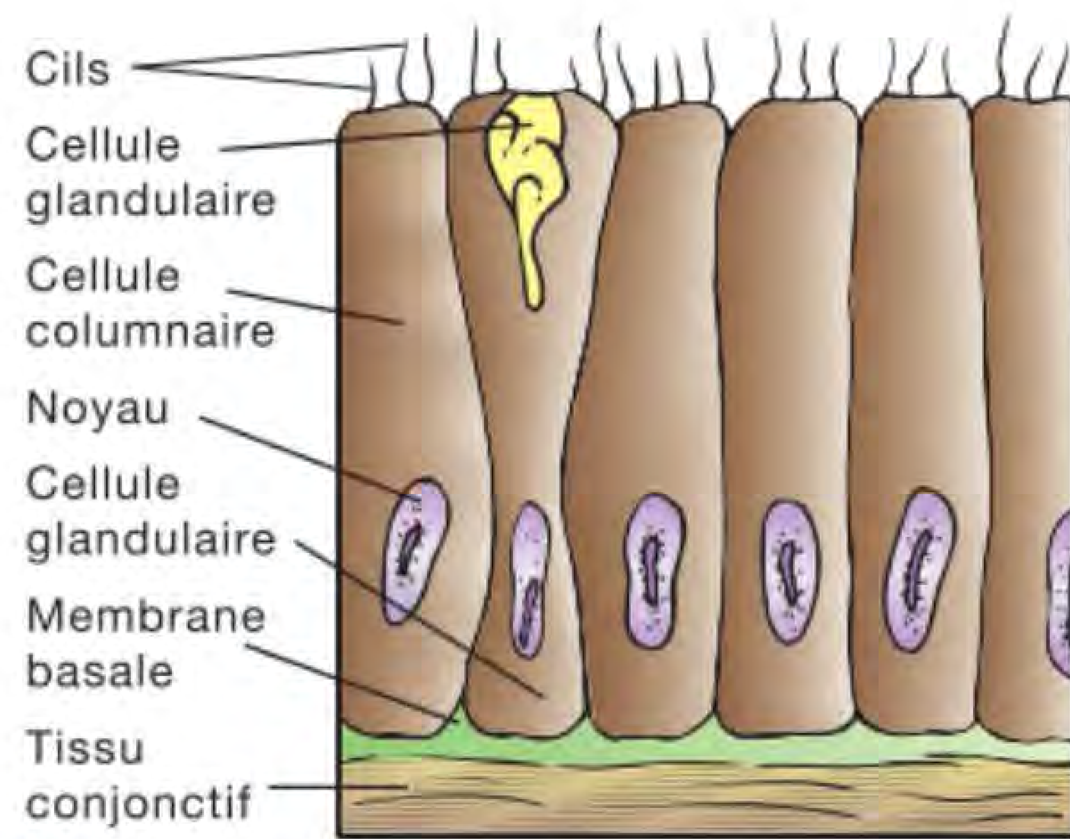



**FIGURE 23.1**

**Tégument des invertébrés.** Le tégument de beaucoup d'invertébrés comprend une couche simple de cellules columnaires (épiderme) reposant sur une membrane basale. Une fine couche de tissu conjonctif s'étend sous la membrane basale. Des cils et des cellules glandulaires peuvent ou non être présents.

épaisse et rigide et constitue un support pour le corps. Une telle cuticule est composée de chitine et de protéines, elle est structurée en plaques rigides reliées par une membrane flexible. Le cadre rigide ainsi formé a le désavantage d'empêcher la croissance en longueur de l'animal. Le résultat est que ces invertébrés (arthropodes en général) le rejettent périodiquement et le remplacent au cours d'un processus de mue encore appelé ecdysis (*voir Figure 14.5*).

Chez les cnidaires, comme *Hydra* (l'hydre), l'épiderme est une couche monocellulaire. D'autres cnidaires (les coraux par exemple) ont des glandes qui sécrètent un exosquelette de carbonate de calcium ($CaCO_3$), le **polypier** (terme plus approprié que coquille N. d. T.). Le tégument des douves et des ténias, plathelminthes parasites, est de structure syncytiale. Il a pour fonctions principales, l'ingestion des nutriments (par osmotrophie N. d. T.) et la protection contre l'attaque des enzymes digestives de l'hôte. Les nématodes et les annélides ont également un épiderme à une couche de cellules recouverte d'une cuticule formée de plusieurs strates. Le tégument des échinodermes consiste en un épiderme fin et généralement cilié qui recouvre un derme conjonctif qui contient du carbonate de calcium. Les arthropodes ont les téguments d'invertébrés les plus complexes en raison du fait que ce sont de véritables exosquelettes.

## Le système tégumentaire des vertébrés

La **peau** est le tégument des vertébrés. C'est l'organe le plus grand (par sa surface) du corps de vertébré dont la surface augmente au cours de la croissance de l'animal. La peau comprend deux couches principales. Comme chez les invertébrés l'épiderme est la couche la plus externe ; il est pluristratifié. Le **derme** (Gr. *derma*, cacher, peau) est le réseau de tissu conjonctif sous-jacent composé de fibres élastiques et réticulées de collagène. Un **hypoderme** (« au-dessous de la peau ») fait de tissu conjonctif lâche, de tissu adipeux et renfermant des extrémités nerveuses, sépare la peau des tissus plus profonds.

### *La peau des poissons agnathes (sans mâchoire)*

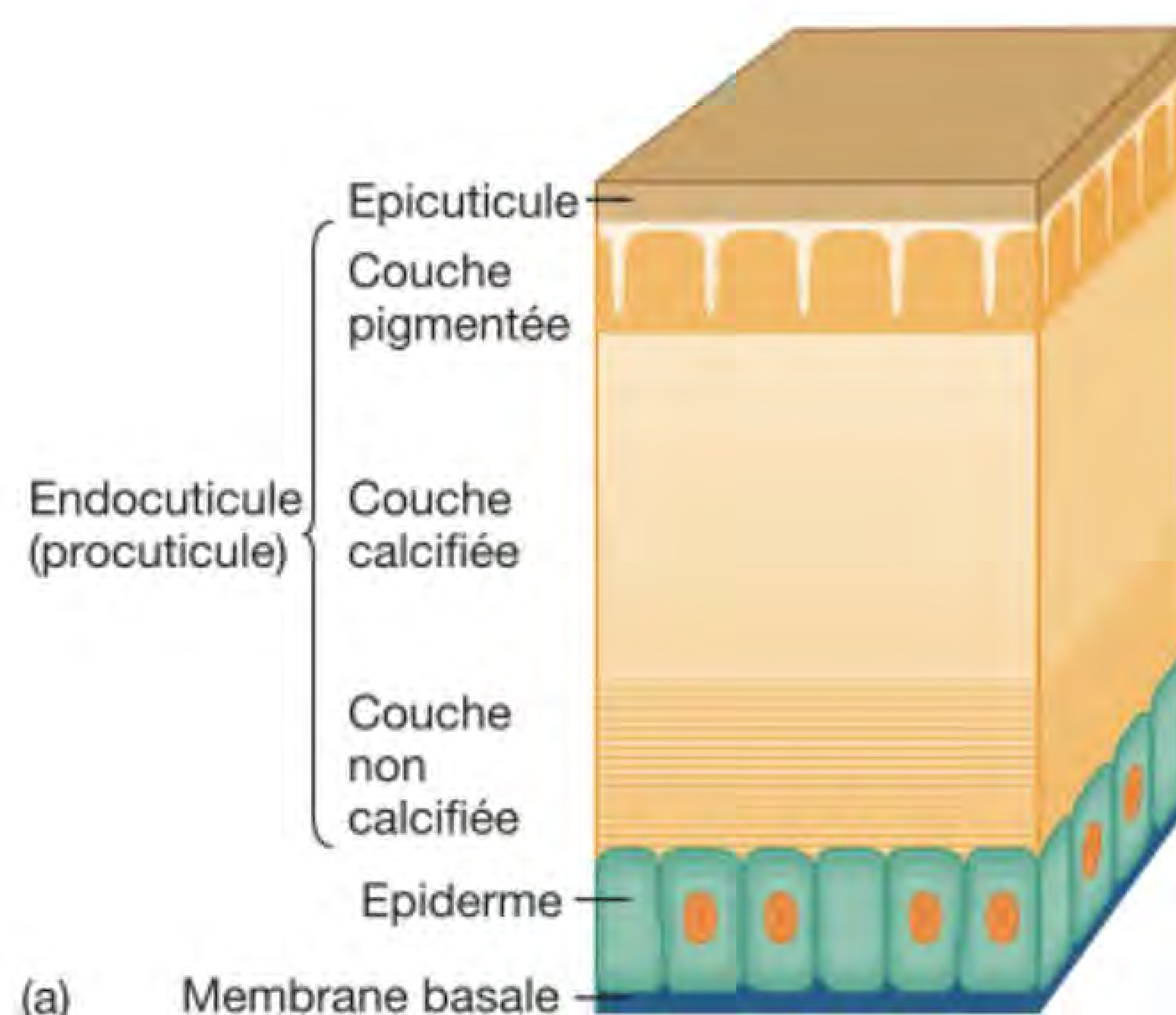
Ces poissons, lamproies et myxines, ont une peau relativement épaisse (Figure 23.3). Parmi plusieurs types de cellules glandulaires présents, l'un sécrète une cuticule protectrice. Chez les myxines, des glandes à mucus multicellulaires produisent de grandes quantités de mucus visqueux (boue collante) qui recouvrent la surface du corps. Ce mucus protège l'animal des ectoparasites et a donné le surnom d'« anguilles à boue » sous lequel sont communément connues les myxines.

### *La peau des poissons cartilagineux*

La peau des poissons cartilagineux (les requins par exemple) a un épiderme pluristratifié et contient des cellules muqueuses et sensorielles (Figure 23.4). Le derme renferme de petites écailles placoïdes appelées **denticules** (L. *denticulus*, petite dent). Les denticules contiennent des vaisseaux sanguins et des nerfs et sont similaires aux dents buccales de vertébrés (ce sont des dents cutanées constituées d'un cône de dentine recouvert d'émailoïde N. d. T.). Parce que la croissance des poissons cartilagineux est continue durant toute leur vie, la surface qu'occupe la peau croît également. Des denticules nouveaux sont produits pour maintenir leur nombre suffisant pour assurer une protection efficace. Comme les dents buccales, les denticules qui ont atteint la maturité, ne croissent plus ; ils s'usent et sont perdus. Les denticules font éruption à la surface de la peau en la perçant et lui donnent la texture du papier de verre.

### *La peau des poissons osseux*

La peau des poissons osseux (téléostéens) contient des **écailles** composées d'os dermique. Une fine couche de tissu dermique surmontée



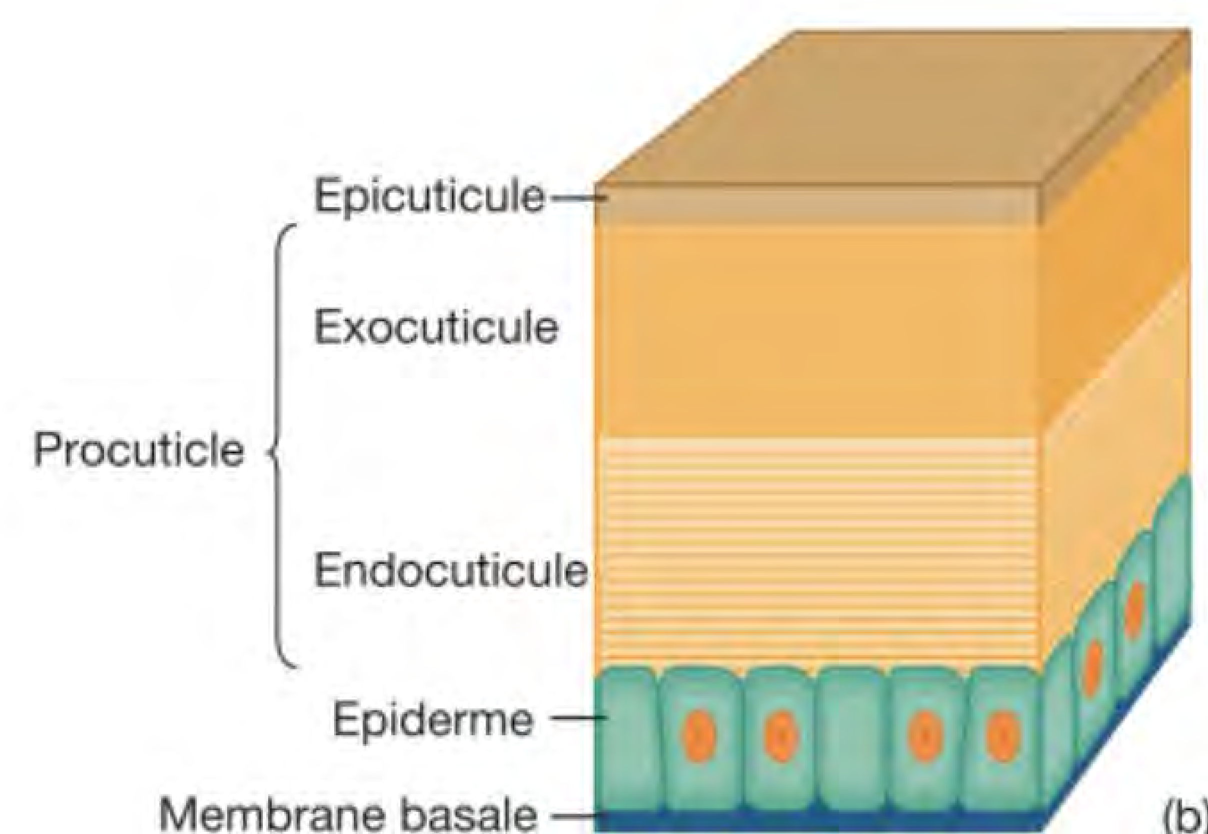




**FIGURE 23.2**

**Cuticules.** Les cuticules d'un (*a*) crustacé et (*b*) d'un insecte. L'épiderme sous-jacent sécrète les cuticules des deux groupes d'animaux. *De « A LIFE OF INVERTEBRATES » ©1979 W.D. Russel-Hunter.*

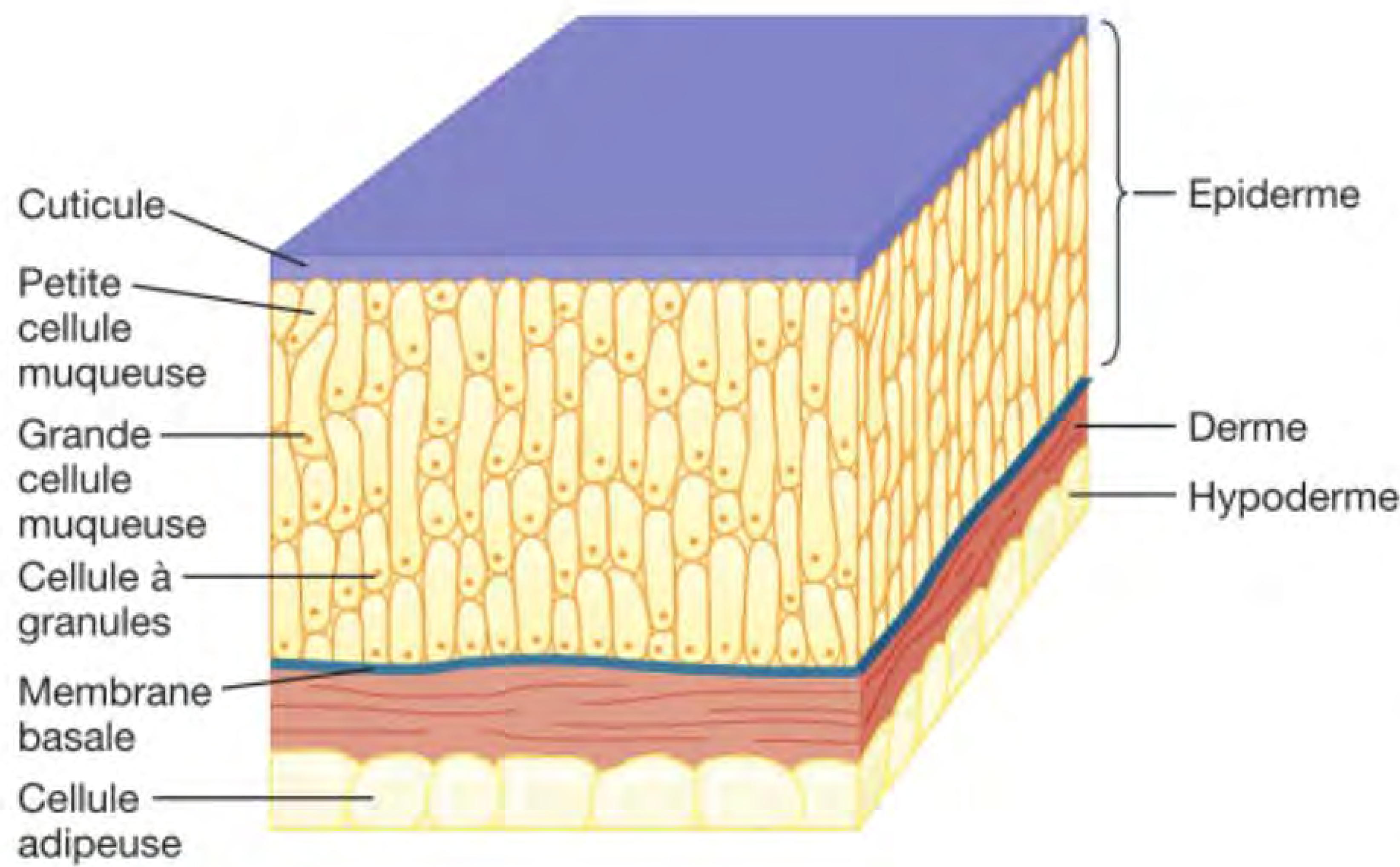



**FIGURE 23.3**

**Peau de poissons sans mâchoire (agnathes).** La peau d'une lamproie adulte a un épiderme pluristratifié avec des cellules glandulaires, un derme et un hypoderme renfermant des cellules de stockage des graisses.

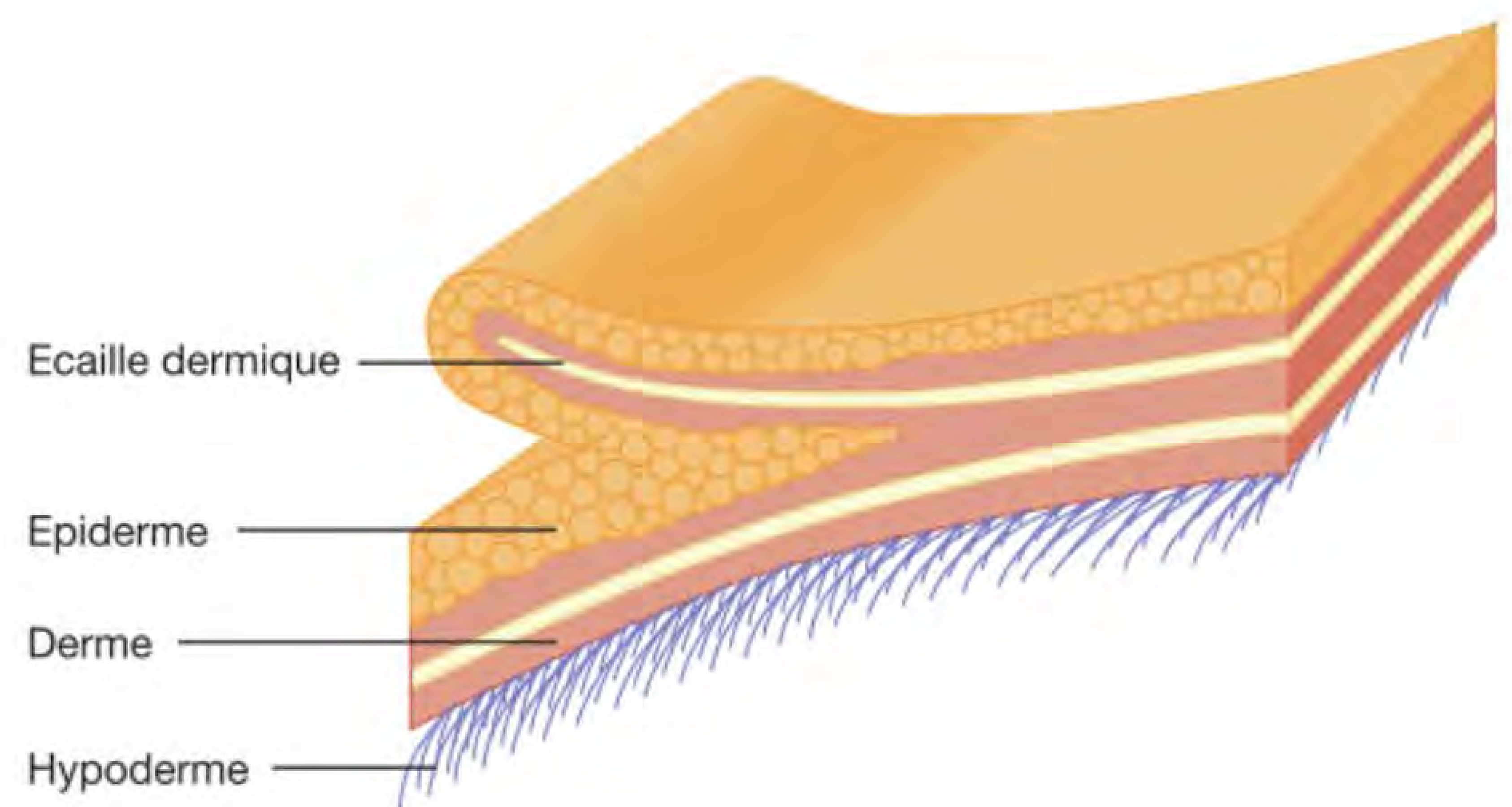



**FIGURE 23.5**

**Peau des poissons osseux.** La peau d'un poisson osseux typique a des écailles qui se chevauchent (deux sont montrées ici). Les écailles sont des couches de fibres de collagène surmontées par une fine couche osseuse flexible.

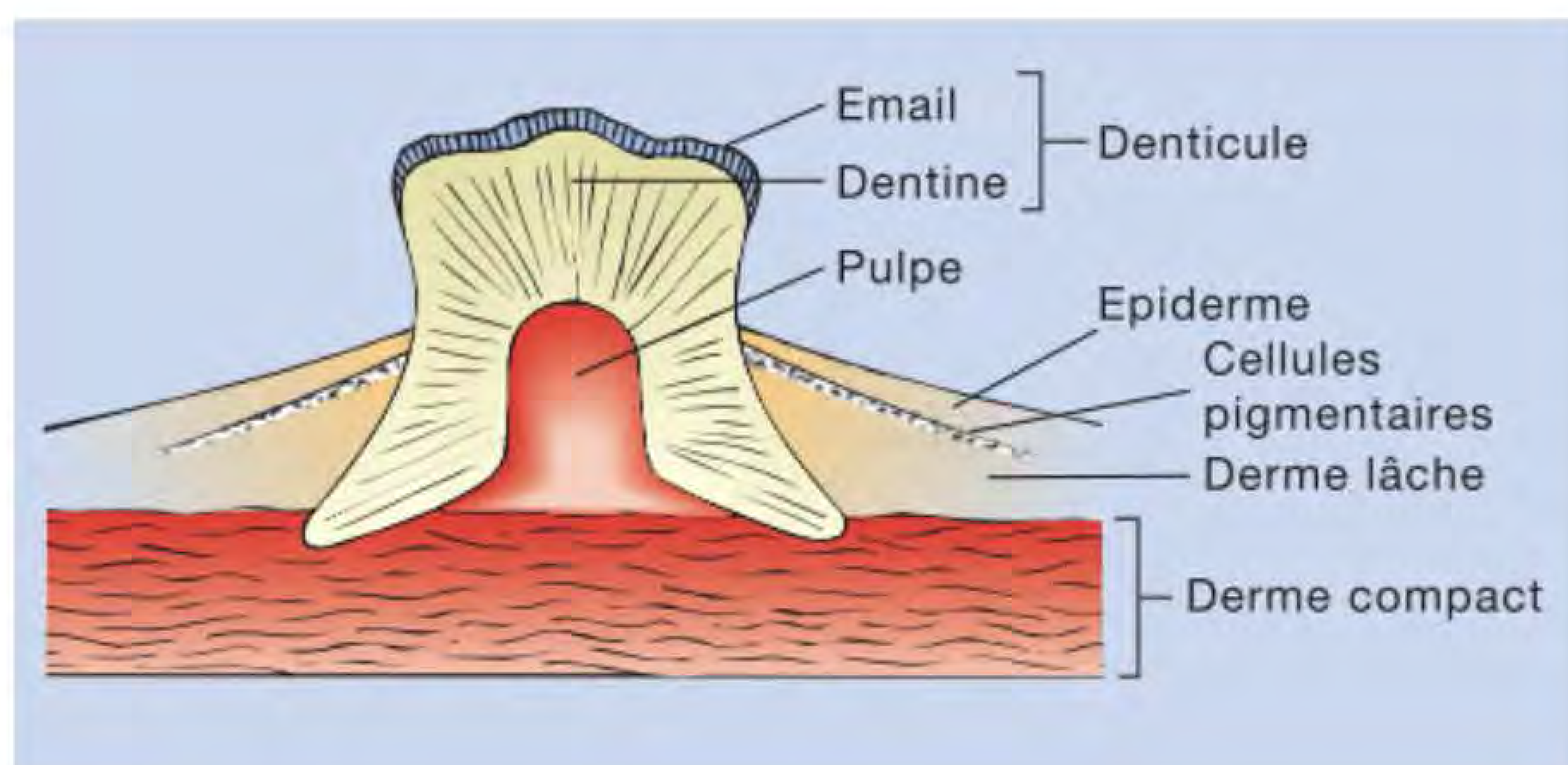



**FIGURE 23.4**

**Peau des poissons cartilagineux.** La peau d'un requin contient des écailles placoïdes en forme de dents qui font saillie en perçant la couverture épidermique. La structure de la peau par ailleurs est de type poisson.

par l'épiderme recouvre normalement les écailles (Figure 23.5). Les écailles ne tombent pas et croissent en se recouvrant partiellement. Chez beaucoup de poissons osseux, des stries d'accroissement sont visibles et permettent de déterminer l'âge. La peau des poissons osseux est perméable et intervient dans les échanges gazeux, particulièrement chez les poissons de petite taille qui ont une surface importante par rapport au volume du corps. La respiration cutanée est favorisée par l'enrichissement de la peau en réseaux de capillaires. L'épiderme renferme également de nombreuses glandes muqueuses. La production de mucus protège des infections bactériennes et fungiques et réduit les frottements lors de la nage. Certaines espèces ont des glandes granulaires qui sécrètent un alkaloïde irritant – et un véritable poison chez certaines espèces. Beaucoup de poissons osseux qui occupent des habitats aquatiques profonds ont des photophores qui facilitent la reconnaissance des membres de l'espèce ou agissent comme leurres ou signaux d'alarme.

## *La peau des amphibiens*

Elle comprend un épiderme stratifié et un derme contenant des glandes muqueuses et séreuses, ainsi que des cellules pigmentaires (Figure 23.6). Phylogénétiquement, les amphibiens forment un groupe de transition entre les vertébrés aquatiques et les vertébrés terrestres. Les premiers amphibiens étaient recouverts d'écailles dermiques osseuses comme leurs ancêtres poissons. Trois problèmes sont associés aux environnements terrestres : la dessiccation, les dommages causés par la lumière ultraviolette et l'abrasion physique. Durant l'évolution des amphibiens, la production de kératine a augmenté dans la couche cellulaire externe de la peau. (La kératine est une protéine résistante, imperméable qui protège la peau de l'abrasion physique et de la rigueur de l'environnement terrestre). La quantité croissante de kératine protège aussi les cellules, particulièrement leur matériel nucléaire, des atteintes du rayonnement ultraviolet. Le mucus produit par les glandes muqueuses prévient la dessiccation, facilite les échanges gazeux quand la peau intervient comme organe respiratoire, et rend le corps glissant ce qui permet à l'amphibien d'échapper facilement aux prédateurs.

Le derme de certains amphibiens renferme des glandes à venin qui produisent un fluide déplaisant au goût ou toxique, un agent dissuasif contre les prédateurs. Des terminaisons nerveuses sensorielles libres pénètrent dans l'épiderme. De façon intéressante, les « verrues » des crapauds semblent être des structures sensorielles spécialisées, car elles contiennent de nombreuses cellules sensorielles.

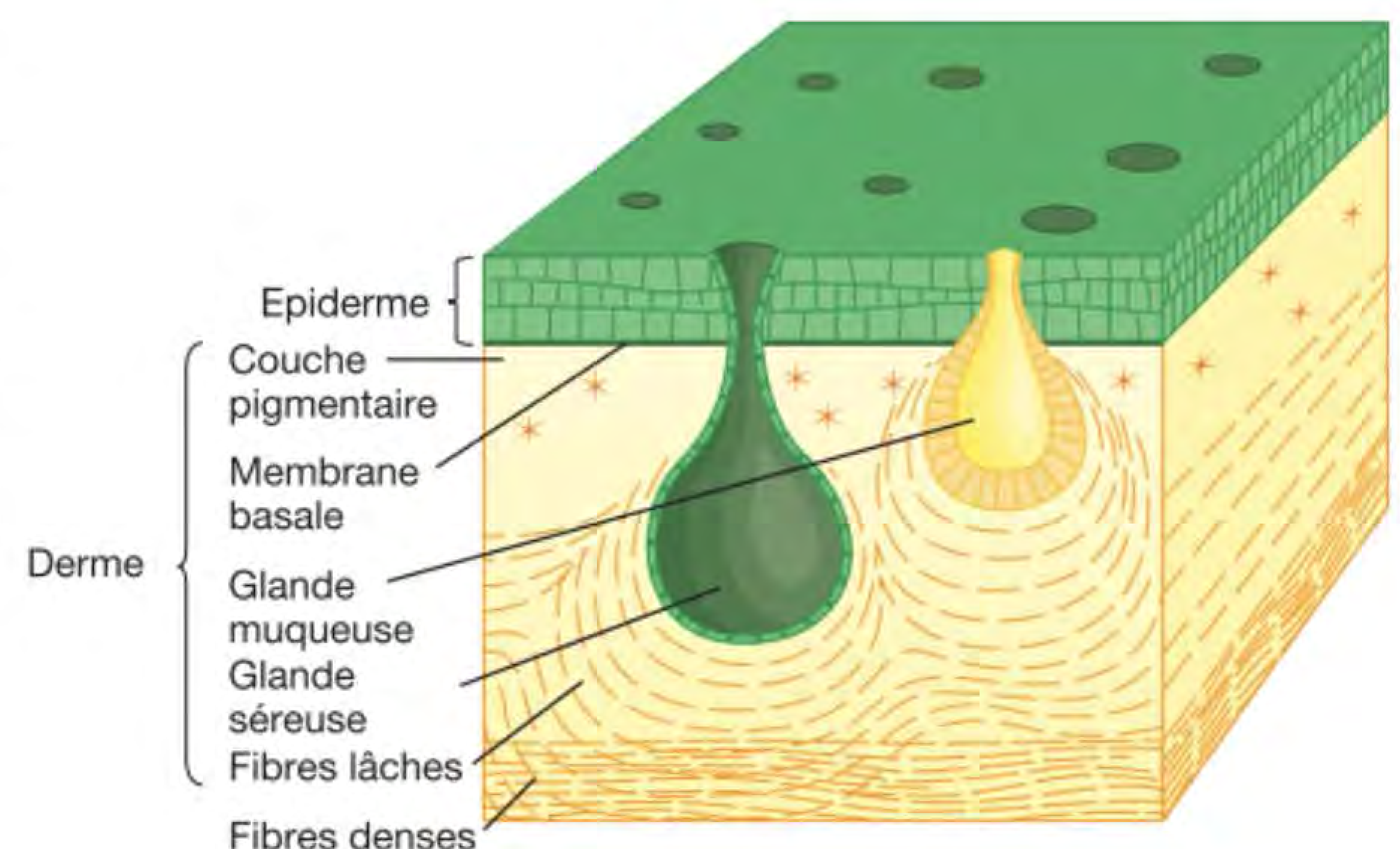



**FIGURE 23.6**

**Peau des amphibiens.** La peau d'une grenouille a un épiderme stratifié et plusieurs types de glandes dans le derme. Noter la présence d'une couche pigmentaire dans la partie supérieure du derme.

## *La peau des reptiles non aviaires*

Ses caractéristiques sont en relation avec la vie terrestre. La strate externe de l'épiderme (stratum corneum) est épaisse (Figure 23.7), dépourvue de glandes, modifiée en écailles cornées, en scutes (écailles épaisses) des tortues, becs des tortues, hochets des serpents à sonnette, et griffes, plaques, crêtes épineuses sur la plupart des autres reptiles. Cette couche kératinisée et épaisse résiste à l'abrasion, empêche la déshydratation et protège à la manière d'une armure. Durant la perte ou mue de la peau de beaucoup de reptiles (serpents et lézards par exemple) la vieille couche externe se sépare de l'épiderme nouvellement formé. La diffusion d'un liquide entre les couches facilite la séparation.

## *La peau des reptiles aviaires*

La peau des oiseaux montre beaucoup de caractéristiques reptiliennes avec l'absence de glandes (la seule glande épidermique des oiseaux est la glande uropygienne ou glande preen ou glande à huile). Sur la plus grande partie du corps, l'épiderme est fin et formé de deux ou trois couches de cellules (Fig. 23.8). La couche externe kératinisée est lisse. Les éléments les plus importants de la peau sont les plumes. Les plumes sont les dérivés les plus complexes du stratum corneum des vertébrés (*voir Figure 21.4*).

Le derme des oiseaux est similaire à celui des reptiles et renferme des vaisseaux lymphatiques et sanguins, des nerfs, et des corpuscules sensoriels. Les sacs aériens qui font partie de l'appareil respiratoire se prolongent dans le derme. Ils sont impliqués dans la thermorégulation. Des fibres musculaires lisses dermiques sont associées aux plumes et à leur fonctionnement en contrôlant leur position. La position prise par les plumes est importante dans la thermorégulation, le vol et le comportement. L'hypoderme de certains oiseaux aquatiques peut contenir des dépôts de graisse, forme de stockage de l'énergie qui participe également à l'isolation thermique.

## *La peau des mammifères*

Les traits essentiels de la peau des mammifères sont : (1) la présence de poils ; (2) une variété de glandes épidermiques plus grande que celle de n'importe quel autre vertébré ; (3) une stratification élevée de l'épiderme corné ; et (4) un derme souvent plus épais que l'épiderme.

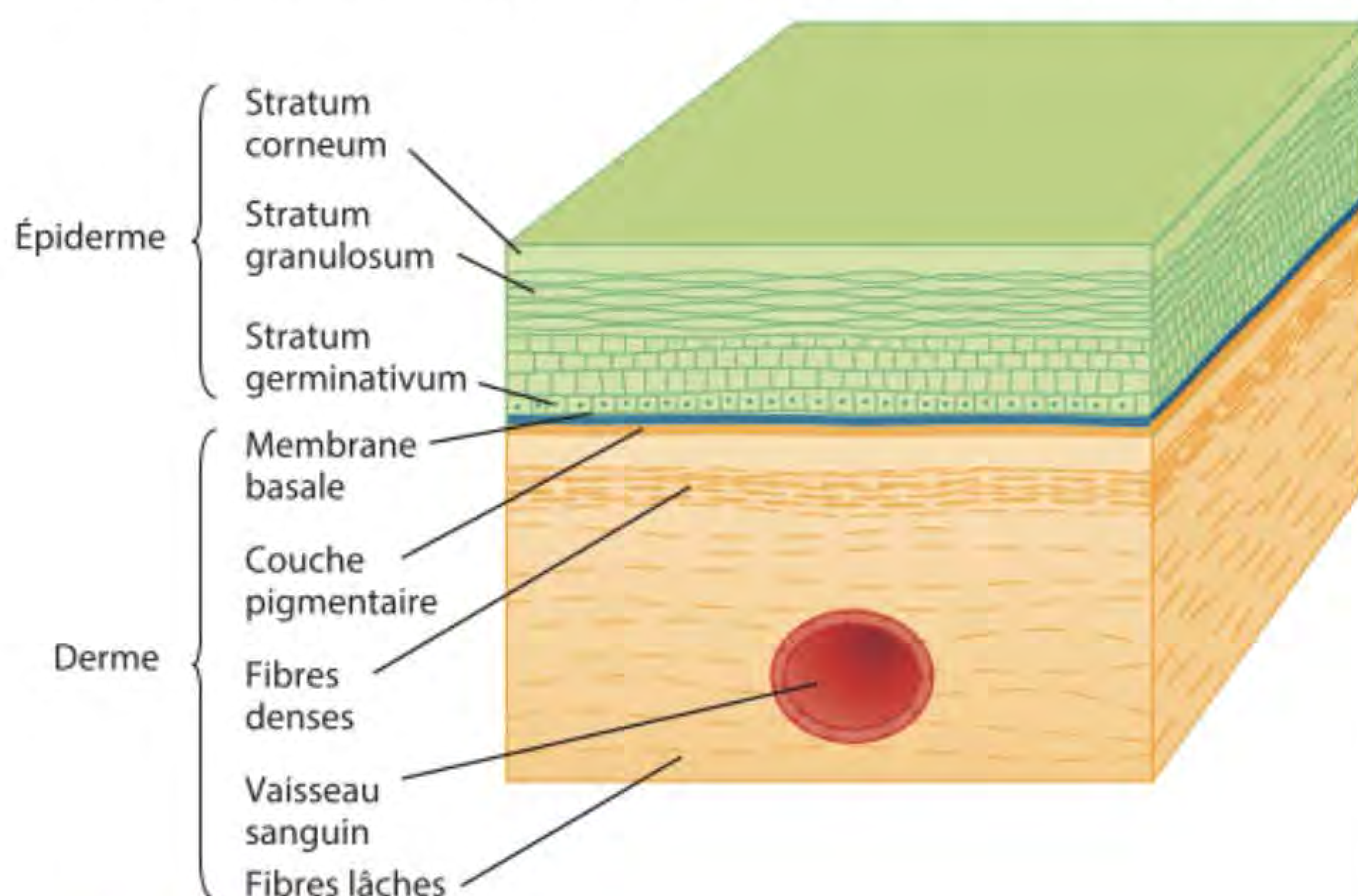



**FIGURE 23.7**

**Peau des reptiles.** La peau d'un lézard comprend la partie externe de l'épiderme lourdement kératinisée (écailles) caractéristique des reptiles. Notez l'absence de grandes tégumentaires qui rend la peau reptilienne particulièrement sèche.

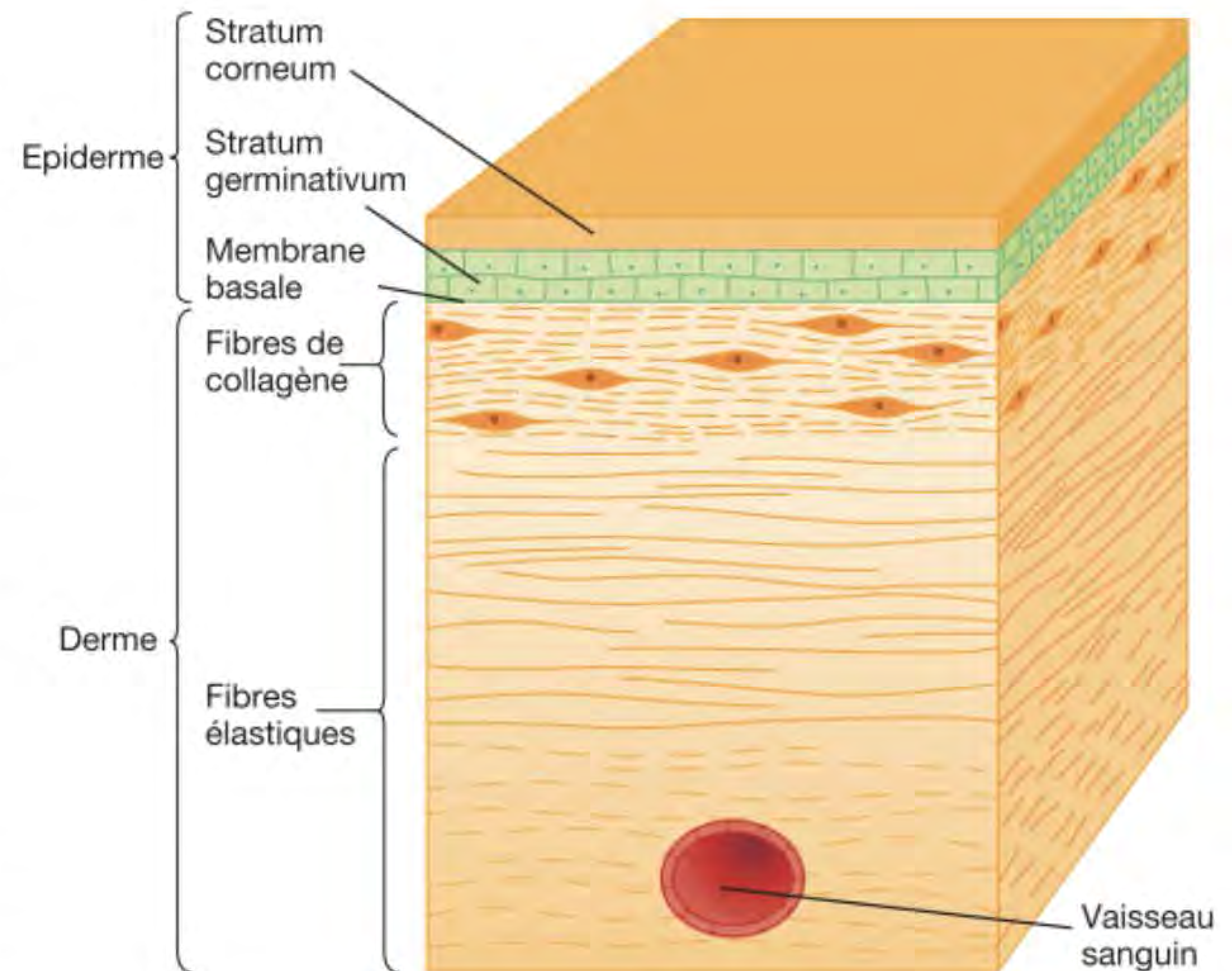



**FIGURE 23.8**

**Peau des oiseaux.** La peau de l'oiseau a un épiderme relativement souple et fin dépourvu de glandes.

L'épiderme de la peau des mammifères est un épithélium pluristratifié kératinisé et desquamant composé de différents types cellulaires. Les divisions cellulaires de la couche germinative profonde poussent les cellules vers la surface. Au cours de cette progression, elles synthétisent un glycolipide imperméabilisant et meurent en accumulant de la kératine. Les cellules kératinisées constituent la couche externe appelée stratum corneum. La kératine étant insoluble dans l'eau, le stratum corneum empêche la déshydratation et représente une première ligne de défense contre les substances toxiques et les microorganismes. La prévention de la déshydratation est une des acquisitions évolutives qui a permis aux mammifères et à d'autres animaux de coloniser les environnements terrestres.

La partie la plus épaisse de la peau est formée par le derme, qui renferme des vaisseaux sanguins et lymphatiques, des terminaisons nerveuses, les follicules pileux, des récepteurs sensoriels, des muscles et des glandes (Figure 23.9). Par un processus de tannage particulier, le derme de la peau des mammifères est transformé en cuir.

L'hypoderme, sous-jacent au derme, est différent de celui des autres classes de vertébrés, car il renferme du tissu conjonctif lâche, du tissu adipeux et des muscles squelettiques. Le tissu adipeux stocke l'énergie et assure également l'isolation thermique dans les environnements froids. Les muscles squelettiques permettent à la peau située au-dessus de se déplacer indépendamment des tissus profonds. Les vaisseaux sanguins se répandent de l'hypoderme vers le derme, mais sont absents de l'épiderme. (L'hypoderme est le site choisi pour les injections faites avec une aiguille hypodermique dans votre peau ou dans celle de vos animaux domestiques).

Chez les humains et quelques rares autres animaux (les chevaux par exemple), la peau régule la température corporelle en contrôlant l'ouverture et la fermeture des pores de sueur, la transpiration et la sudation. La peau filtre les radiations ultraviolettes, faisant écran à celles qui sont nocives, mais laissant passer celles qui, à faible dose, sont bénéfiques et nécessaires à la conversion d'un dérivé du cholestérol (réaction de photolyse du 7-déhydrocholestérol assurée par les UV-B ou UV moyens dont les longueurs d'onde sont comprises entre 315 et 280 nm N. d. T.) en vitamine $D_3$. La peau est aussi un organe sensoriel important qui renferme des récepteurs

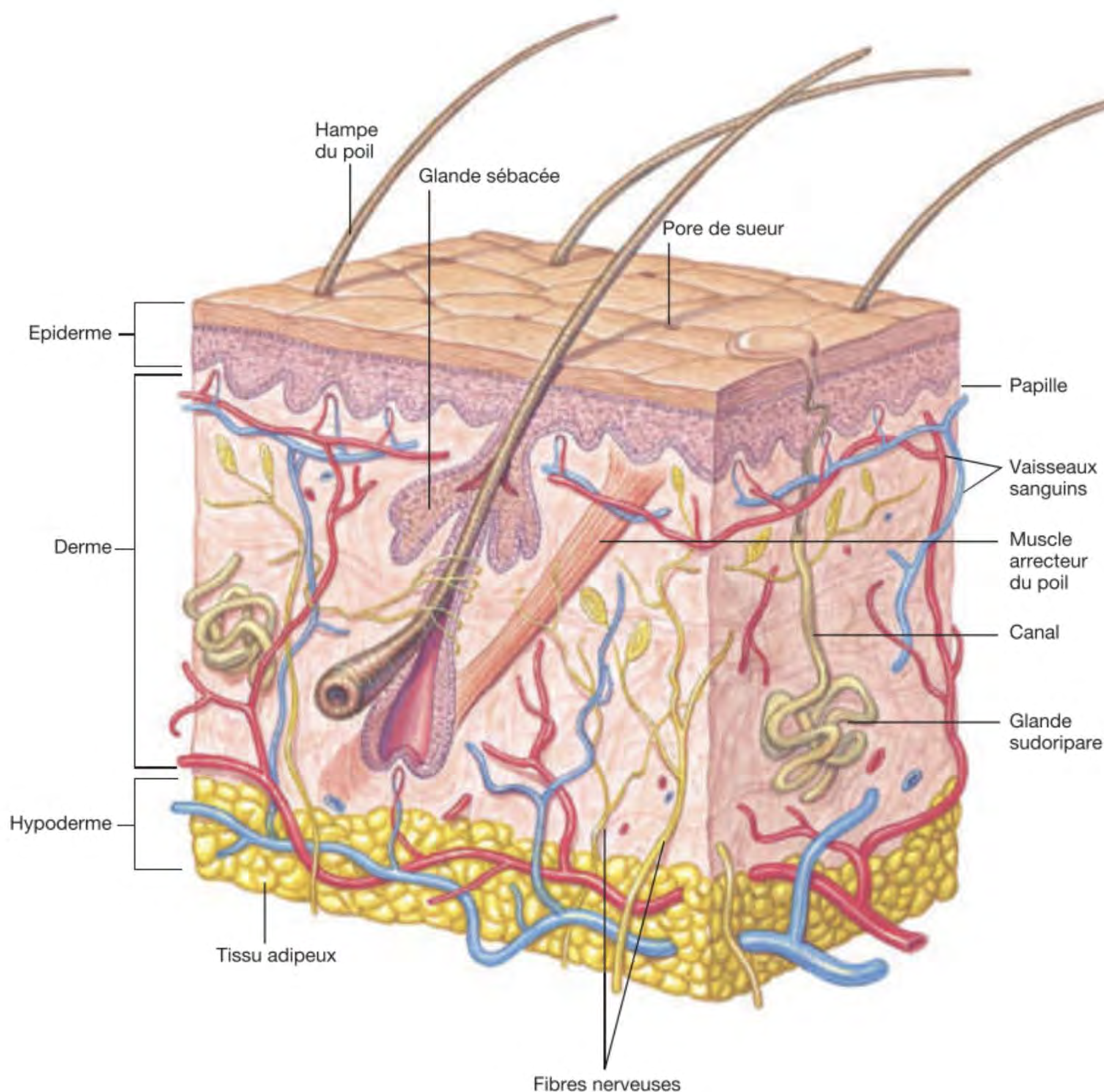



**FIGURE 23.9**

**Peau des mammifères.** Noter les structures variées du derme de la peau humaine.

sensoriels à la chaleur et au froid (thermorécepteurs), au toucher, à la pression et à la douleur (nocicepteurs). La richesse de la peau en terminaisons nerveuses permet à l'animal de répondre aux facteurs potentiellement dangereux et donc nuisibles de l'environnement.

La peau des êtres humains et d'autres mammifères contient plusieurs types de glandes. Les **glandes sudoripares** (L. *sudo*, sueur) ou glandes de la sueur, sont largement distribuées sur une grande surface du corps humain (Figure 23.9). Ces glandes sécrètent la sueur par un processus appelé **transpiration** (L. *per*, au travers + *spirare*, respirer). La transpiration régule la température du corps et participe à l'homéostasie par le refroidissement entraîné par l'évaporation. Chez certains mammifères, les glandes sudoripares produisent également des phéromones. (Une phéromone est un composé chimique sécrété par l'animal par le biais duquel il communique avec les autres membres de la même espèce chez lesquels il induit une réponse comportementale). Les **glandes sébacées (huile)** (L. *sebum*, gras) sont des glandes simples connectées aux follicules pileux dans le derme (*voir Figure 23.9*). Elles lubrifient et protègent en sécrétant le **sébum**. Le sébum édifie une barrière de perméabilité, est un émollient (agent de ramollissement de la peau) et un agent protecteur contre les microorganismes. Le sébum peut aussi agir comme une phéromone.

La couleur de la peau des mammifères est due soit à des pigments, soit à des structures anatomiques qui absorbent ou réfléchissent la lumière. Les pigments (par exemple la mélanine dans la peau humaine) sont à l'intérieur des cellules de l'épiderme, dans les poils, ou dans des cellules spécialisées appelées chromatophores. Dans certaines peaux la couleur est donnée par le sang qui circule dans les vaisseaux périphériques. Les couleurs brillantes de la peau des animaux venimeux, toxiques ou à mauvais goût ont pour but de décourager les prédateurs potentiels. D'autres couleurs peuvent assurer le camouflage de l'animal. La coloration, de plus, intervient dans la communication sociale, aidant à l'identification du sexe, de l'état reproductif et du rang social des membres d'une même espèce.

Le poil est composé de cellules mortes remplies de kératine formées par l'épiderme. La partie du poil qui émerge de la peau est la tige, celle qui est enfouie est la racine (*voir Figure 23.9*). Un muscle arrecteur du poil (muscle lisse, involontaire) est attaché à la gaine de tissu conjonctif qui entoure le bulbe de la racine. Quand

le muscle se contracte, il soulève le follicule et le poil qui prennent une position érigée. Chez l'homme, c'est la situation communément appelée « avoir la chair de poule ». Chez les autres mammifères, elle favorise le réchauffement en isolant une couche d'air chaud entre les poils érigés et la peau. Si l'érection du pelage a pour origine la frayeur plutôt que le froid, le résultat est que l'animal paraît plus volumineux et donc moins vulnérable (voir page 393 N. d. T.).

Les **ongles**, comme les poils, sont des productions épidermiques. Les ongles sont plats, lames cornées (kératinisées) sur la surface dorsale des segments distaux des doigts des primates. D'autres animaux ont des **griffes** et des sabots (*voir Figure 22.7*). Parmi les autres dérivés kératinisés de la peau des mammifères (phanères N. d. T.) il faut citer les **cornes** (des rhinocéros, des bovidés par exemple N. d. T.) (à ne pas confondre avec les « cornes osseuses » ou bois des Cervidés qui sont des productions dermiques) et les **fanons** des baleines.

### Synthèse de la section 23.1

Certains invertébrés sont simplement limités par une membrane plasmique, comme les protozoaires. D'autres invertébrés ont une couche simple de cellules épithéliales, certains ont une cuticule et certains parasites ont un tégument. Le poil est composé de cellules mortes remplies de kératine qui se développent à partir de l'épiderme. Les ongles sont plats et sont des lames cornées qui recouvrent la surface dorsale des segments distaux des doigts. Il est intéressant de signaler que les poissons sans mâchoire ont une peau relativement plus épaisse. Les poissons cartilagineux ont une peau pluristratifiée renfermant des glandes muqueuses. Les poissons osseux ont des écailles osseuses dermiques. Les amphibiens ont un derme qui renferme des glandes muqueuses et du pigment. Les reptiles non aviaires ont des écailles kératinisées. Les reptiles aviaires n'ont pas de glandes épidermiques. Les mammifères ont les systèmes tégumentaires les plus complexes, structurés en plusieurs couches, assurant des fonctions diverses et avec de nombreuses structures associées. Les glandes sudoripares produisent la sueur et les glandes sébacées ont des sécrétions grasses, huileuses.

***Quels sont les changements (associés à leur tégument) que les amphibiens ont dû surmonter pour assurer la transition vers une vie terrestre ?***

## 23.2 Mouvement et support : Systèmes squelettiques

### Compétence à acquérir

1. Comparer les squelettes hydrostatiques, les exosquelettes et les endosquelettes.

En même temps que les organismes évoluaient des protistes ancestraux aux animaux multicellulaires, la taille du corps augmentait de façon impressionnante. Cela est allé de pair avec l'évolution des systèmes assurant mouvement et support.

Quatre types cellulaires sont impliqués dans le mouvement : (1) cellules amoeboïdes, (2) cellules flagellées, (3) cellules ciliées et (4) cellules musculaires. En relation avec le support les organismes ont trois sortes de squelettes (1) squelettes fluides hydrostatiques, (2) exosquelettes rigides et (3) endosquelettes rigides. Les systèmes squelettiques interviennent aussi dans le mouvement animal qui met en jeu des muscles qui fonctionnent en opposition (de façon antagoniste).

### Le système squelettique des invertébrés

Beaucoup d'invertébrés utilisent leurs fluides corporels pour le support interne. Par exemple les anémones de mer (Figure 23.10*a*), limaces, méduses, calmars, poulpes et pieuvres, ainsi que les vers de terre ont une forme de support interne appelée squelette hydrostatique.

#### *Squelettes hydrostatiques*

Le **squelette hydrostatique** (Gr. *hydro*, eau + *statikos*, se tenir debout) est constitué d'un cœur liquidien (eau ou fluide corporel comme le sang) entouré d'une gaine tensio-résistante de muscles longitudinaux et circulaires. Il est comparable à un ballon rempli d'eau, car la force exercée sur un fluide incompressible dans une région peut être transmise aux autres régions. Les muscles qui se contractent s'appuient sur le liquide et la force transmise engendre les mouvements du corps comme l'illustre le mouvement de l'anémone de mer (Figure 23. 10*b* et *c*). Le ver de terre *lumbricus terrestris* offre un autre exemple. Il contracte ses muscles longitudinaux et circulaires en alternance créant un rythme qui assure son déplacement dans le sol. Dans ces deux exemples, le squelette hydrostatique empêche le collapsus lorsque les muscles se contractent.

Le squelette hydrostatique des invertébrés revêt différentes formes : cavité gastrovasculaire des cnidaires, rhynchocoele des némertes, pseudocoelome des aschelminthes, cœlome des annélides ou hémocoele des mollusques. Au-delà de cette diversité, c'est un excellent exemple d'adaptation des principales fonctions à un principe hydrodynamique efficace – utiliser la pression interne des fluides corporels.

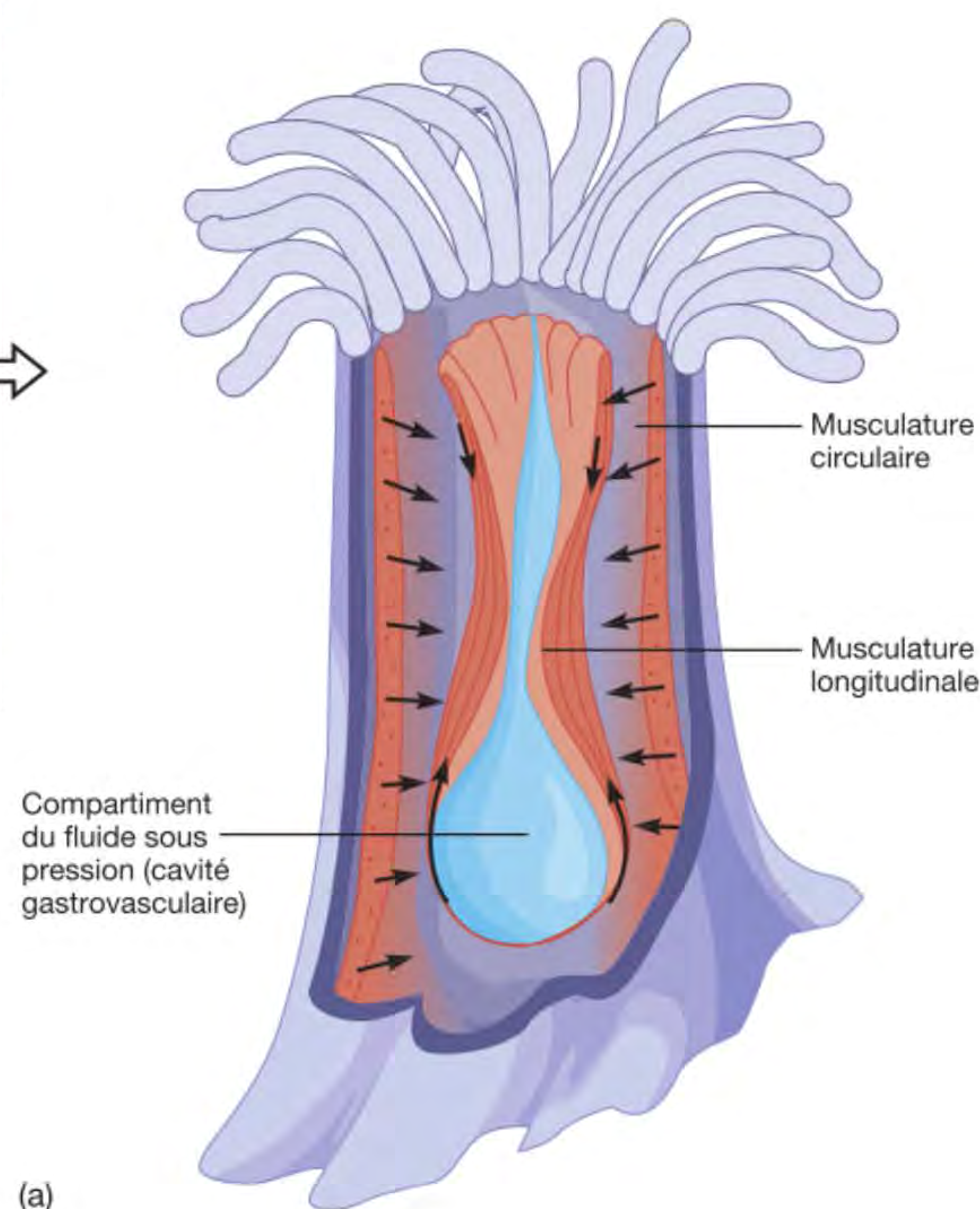
#### *Exosquelettes*

Les **exosquelettes** rigides (Gr. *exo*, extérieur + skeleton) exercent également une fonction locomotrice parce que ce sont des sites d'ancrage des muscles et des sites où se développent des forces antagonistes pour les mouvements des muscles. Les exosquelettes supportent et protègent le corps, mais ce sont des fonctions secondaires.

Chez les arthropodes, l'épiderme sécrète une cuticule épaisse et résistante (faite de chitine, un polysaccharide) qui imperméabilise le corps (*voir Figure 14.3*). La cuticule protège et supporte les organes internes mous de l'animal. Chez les crustacés (crabes, écrevisses, crevettes) l'exosquelette contient des cristaux de carbonate de calcium qui le rendent dur et inflexible – sauf au niveau des articulations. En plus d'être un bouclier de protection contre les ennemis et de résistance à l'usure générale et aux accrocs, l'exosquelette s'oppose à la dessiccation des tissus internes. Cette adaptation évolutive importante a contribué au succès de la colonisation de la terre par les arthropodes. Les exosquelettes, toutefois, limitent la croissance des animaux. La plupart d'entre eux le perdent périodiquement comme les arthropodes le font au cours des mues (Figure 23.11*a*). L'animal devient alors vulnérable jusqu'à ce que le nouvel exosquelette (légèrement plus grand) se mette en place. Les crabes et les homards en cours de mue se cachent jusqu'à ce que le processus soit terminé.

Certaines régions du corps de l'arthropode ont une cuticule fine et flexible qui fait jonction (articulation) entre deux articles (Figure 23.11*b*). Ces régions sont traversées par les paires de muscles antagonistes qui fonctionnent comme des leviers de manière à produire un mouvement coordonné. De façon intéressante, certaines membranes d'articulation d'arthropodes (les articulations des ailes de coléoptères ou des pattes sauteuses des puces) renferment une protéine très élastique appelée « caoutchouc animal » ou résiline.





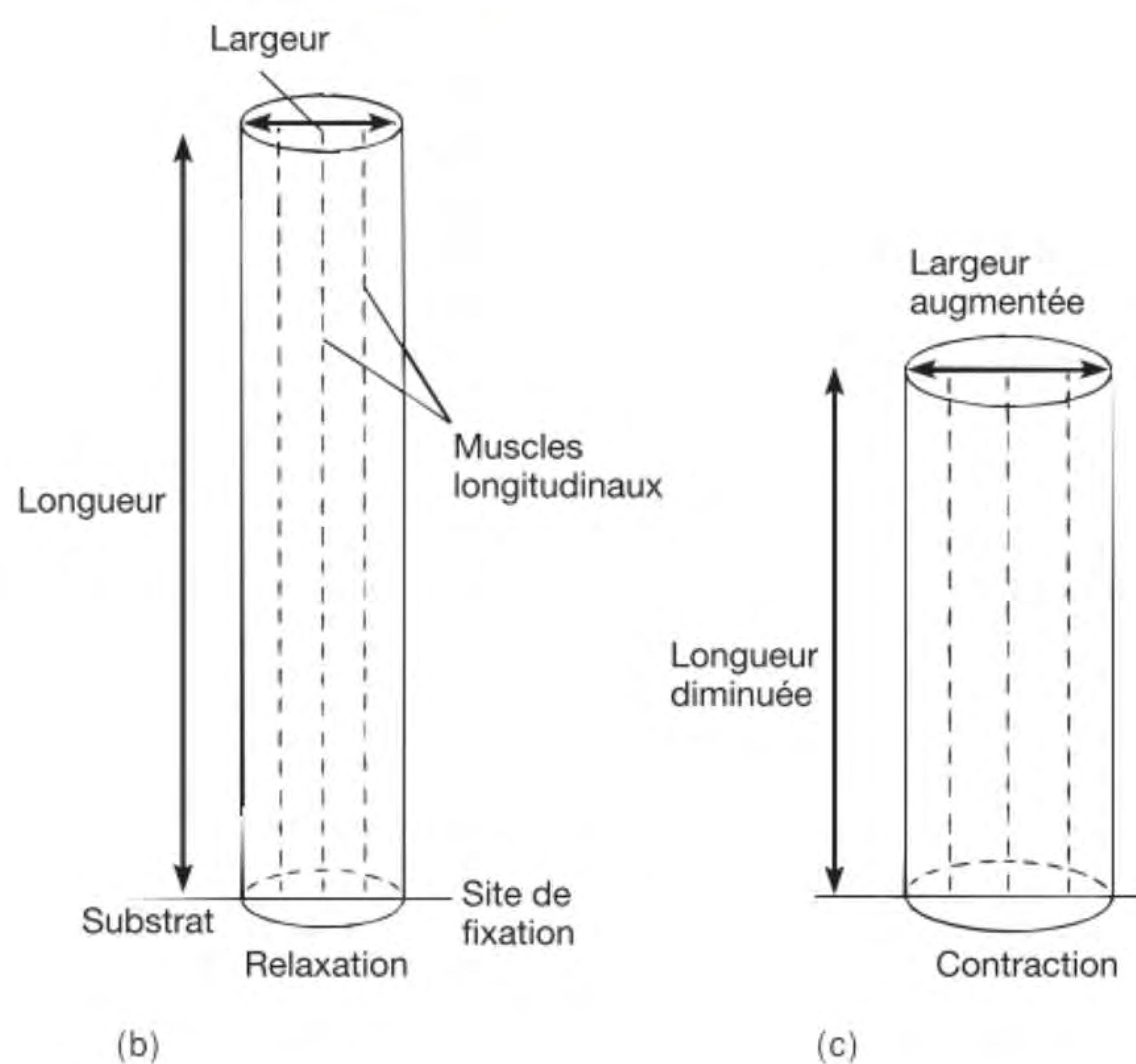




**FIGURE 23.10**

**Squelettes hydrostatiques.** (*a*) Le squelette hydrostatique des anémones de mer (*Corynactis californicus*) leur permet de raccourcir et de se fermer quand les muscles longitudinaux se contractent, ou de s'allonger et de s'ouvrir quand les muscles circulaires se contractent. (*b*, *c*) Comment un squelette hydrostatique peut changer la forme d'un invertébré en mettant en jeu uniquement des muscles longitudinaux. Parce que le volume du fluide est constant, une augmentation de la largeur doit accompagner une diminution de la longueur.

La résiline stocke l'énergie en compression, puis la relâche pour provoquer le mouvement (*voir Figure 23.23*). Dans une perspective évolutive, la différenciation d'un exosquelette de jonction, flexible, qui a permis le vol est une des raisons du succès des arthropodes.

## *Endosquelettes*

Comme le terme l'indique les **endosquelettes** font partie des tissus internes (Gr. *endo*, à l'intérieur + skeleton) des organismes. L'endosquelette des éponges, par exemple, est représenté par des spicules minéraux et des fibres de spongine qui préservent le corps du collapsus (*voir Figure 9.5*). L'endosquelette des échinodermes (étoiles de mer, oursins) est composé de petites plaques calcaires ou ossicules. Dans les deux cas, l'endosquelette assure protection et soutien, mais pas la locomotion (N. d. T. Le traducteur tient à nuancer le propos. La locomotion met en jeu squelette et muscles qui s'y rattachent. Le problème ne se pose pas chez les spongiaires qui n'ont pas de mésoderme. Les échinodermes sont triblastiques. Les piquants des oursins sont mobiles et interviennent dans les déplacements ; leurs mouvements sont assurés par la contraction de muscles qui se fixent sur les ossicules). Les endosquelettes les plus familiers sont ceux des vertébrés et sont décrits plus loin.

## *Tissus minéralisés et invertébrés*

Les tissus durs, minéralisés ne sont pas propres aux vertébrés. En réalité, près des deux tiers d'animaux qui renferment des tissus minéralisés sont des invertébrés. La plupart des invertébrés ont des cristaux de carbonate de calcium inclus dans une matrice de collagène. (Les vertébrés ont des cristaux de phosphate de calcium). L'os, la dentine, le cartilage et l'émail étaient déjà présents chez les ostracodermes de l'Ordovicien (*voir Figure 18.5*).

Le cartilage est le tissu de soutien squelettique majeur de certains gastéropodes, des chordés invertébrés (amphioxus), des poissons agnathes comme les myxines et les lamproies, des requins et des raies. Plus léger que l'os, il donne aux poissons prédateurs la vitesse et l'agilité requises pour la capture des proies. Il intervient également dans la flottabilité en l'absence de vessie natatoire. (N. d. T. le titre original de ce sous-paragraphe a été conservé bien qu'il déborde largement sur les vertébrés !).

# Le système squelettique des vertébrés


**Animation** Croissance en largeur de l'os


**Animation** Nano-os

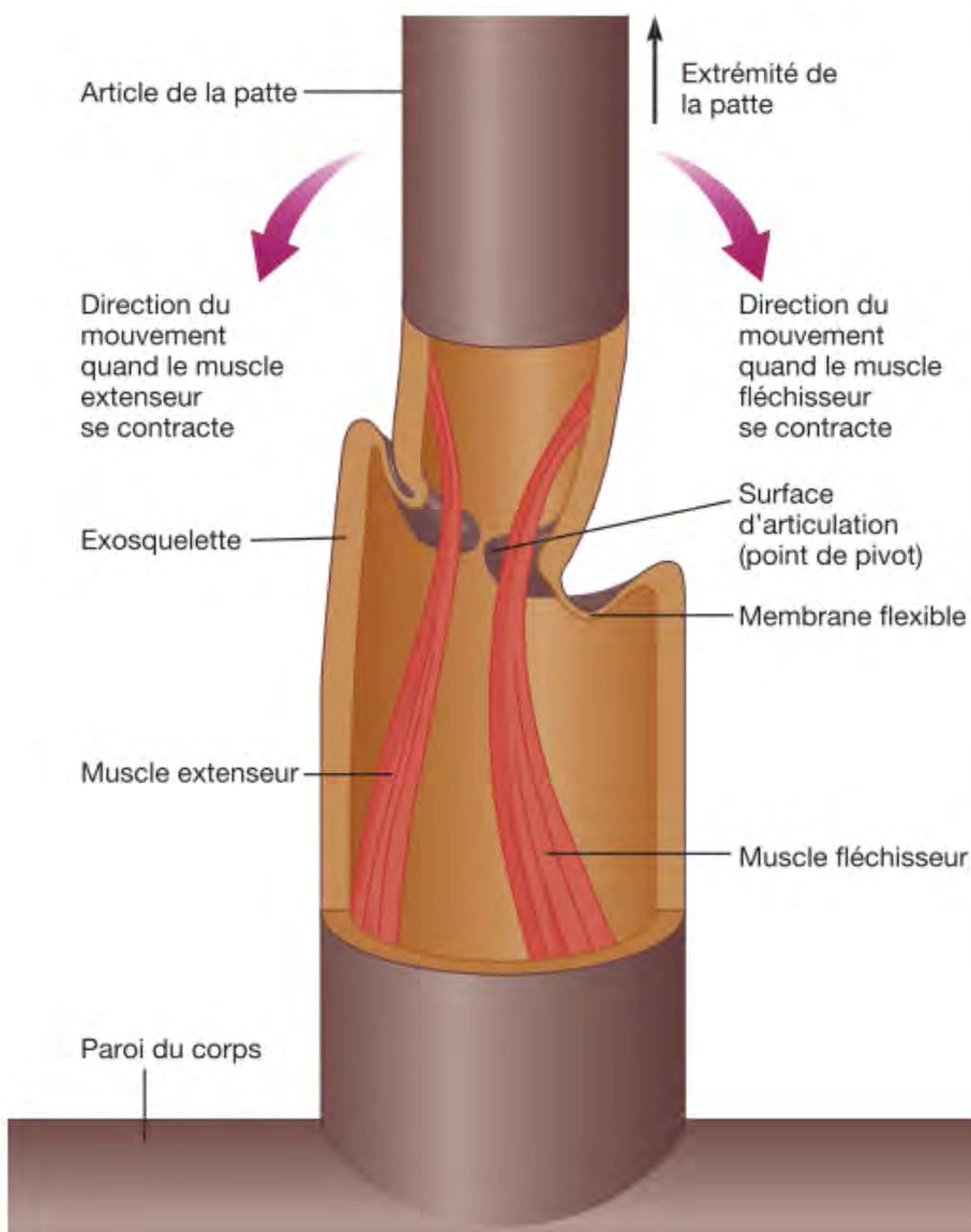

**Video** Os de l'ours


**Video** Structure de l'os

Le système squelettique des vertébrés est un endosquelette enfermé dans d'autres tissus (voir N. d. T. plus loin). Cet endosquelette est



(a)




(b)

**FIGURE 23.11**

**Exosquelettes.** (*a*) Une nymphe de cigale (*Platypedia*) quitte son ancien exosquelette au cours de la mue. Cet exosquelette sert de support externe pour le corps et fournit les sites d'ancrage des muscles. (*b*) Chez un arthropode, les muscles s'attachent sur la face interne de l'exosquelette. Dans cette articulation d'une patte d'arthropode, la cuticule est endurcie sauf à la jointure, où la membrane est flexible. Noter que le muscle extenseur est antagoniste (c'est-à-dire fonctionne en direction opposée) du muscle fléchisseur.
*Source : (b) d'après Russell-Hunter.*

structuré autour de deux types principaux de tissus de soutien : cartilage et os.

## Cartilage

Le **cartilage** est un type de tissu conjonctif spécialisé qui offre un site d'attachement pour les muscles, facilite les mouvements aux articulations, assure le soutien (*voir Figure 2.24h-j*) et transmet la force de la contraction musculaire d'une partie du corps à une autre au cours du mouvement. Comme les autres tissus conjonctifs, il est formé de cellules (chondrocytes), de fibres et d'une substance fondamentale amorphe (fibres et substance amorphe composent la matrice extracellulaire).

## Os et tissu osseux

Le tissu osseux est un tissu conjonctif spécialisé qui, comme le précédent, est un point d'ancrage de muscles et transmet la force développée par la contraction musculaire au cours du mouvement (Figure 23.12*a*). En plus, les os du squelette soutiennent les organes internes de beaucoup d'animaux, sont des réserves de calcium et de phosphates, enfin sont les lieux de production des globules rouges et de certains globules blancs.

Le tissu osseux est plus rigide que les autres tissus conjonctifs, car sa substance fondamentale organique et homogène renferme des sels inorganiques – principalement phosphate de calcium et carbonate de calcium. Les besoins en calcium ou en phosphates d'un animal sont satisfaits par mobilisation des réserves osseuses sous contrôle hormonal.

Les **cellules osseuses** (ostéocytes) sont piégées dans de minuscules chambres ou lacunes disposées concentriquement autour de canaux ostéoniques (ou canaux de Havers ; l'organisation en ostéones était initialement connue sous le nom de système Haversien) (Figure 23.12*b*). Les cellules d'un anneau à un autre communiquent entre elles par de fins prolongements cytoplasmiques localisés dans des canalicules.

(N. d. T. : une précision doit être apportée. En fonction des modalités de l'ossification, le système squelettique des vertébrés comprend deux composantes : un endosquelette, qui correspond aux os profonds et un exosquelette fait d'os plats, superficiels).

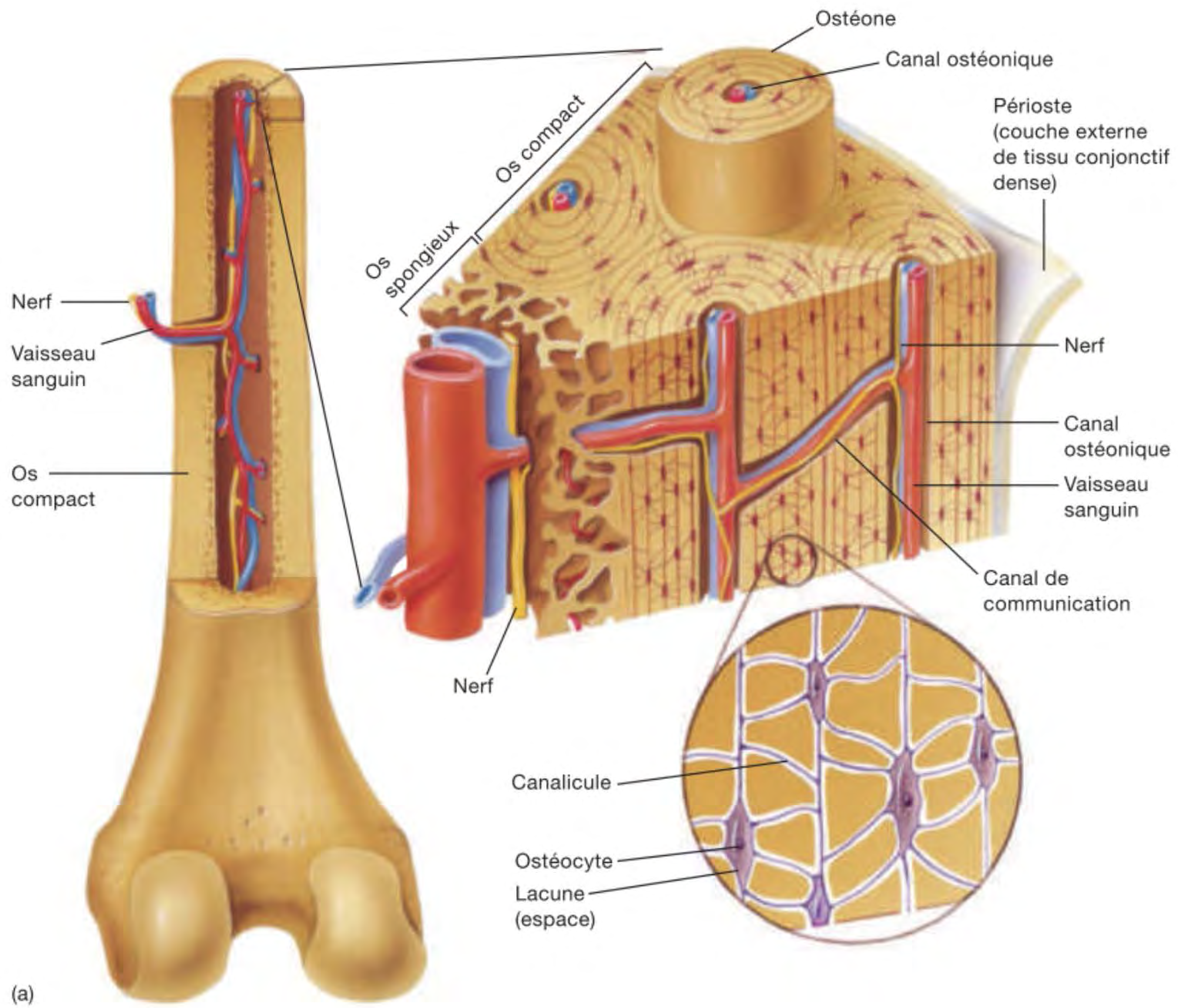
## Le squelette des poissons

Les squelettes cartilagineux et osseux apparaissent pour la première fois chez les vertébrés. Leur rôle de soutien n'est pas aussi important que chez les vertébrés terrestres, puisque l'eau y pourvoit en assurant la flottabilité. La plupart des vertébrés ont une colonne vertébrale bien constituée. Tel n'est par contre pas le cas des agnathes. Les lamproies ont des vertèbres rudimentaires, petits blocs de cartilage disposés le long de la notochorde. Les myxines n'ont pas de vertèbres.

Les poissons gnathostomes (à mâchoires) ont un axe squelettique (ainsi appelé parce qu'il constitue l'axe longitudinal du corps) qui comprend la notochorde, les côtes et les vertèbres cartilagineuses ou osseuses (Figure 23.13). Les muscles mis en jeu dans la locomotion s'attachent à l'axe squelettique.

## Le squelette des tétrapodes

Les tétrapodes doivent se soulever par eux-mêmes pour marcher sur terre. Les premiers amphibiens avaient besoin d'un support pour remplacer la flottabilité de l'eau. Pour les premiers animaux terrestres, soutien et locomotion furent des processus difficiles et compliqués. Les adaptations pour le soutien du corps et le déplacement



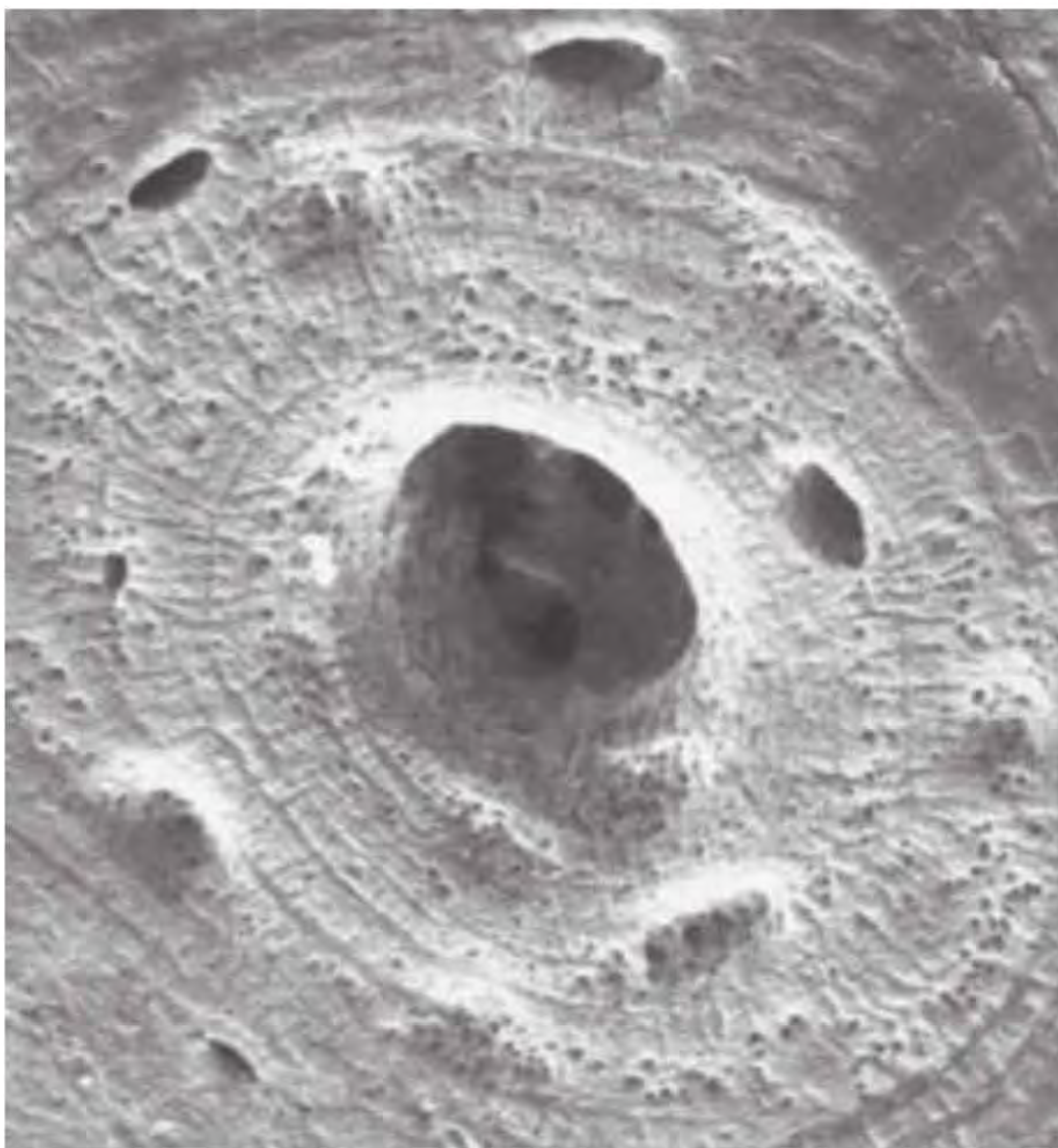




**FIGURE 23.12**

**Os.** (*a*) Organisation structurale d'un os long (fémur) de mammifère. L'os compact est constitué d'ostéones reliées entre elles. L'os spongieux a une structure en réseau. (*b*) Une ostéone de l'os compact (MEB × 450). *Source : (b) Copyright de Richard G. Kessel and Randy H. Kardon*, Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy, *1979, W.H. Freeman abd Company. Tous droits réservés.*

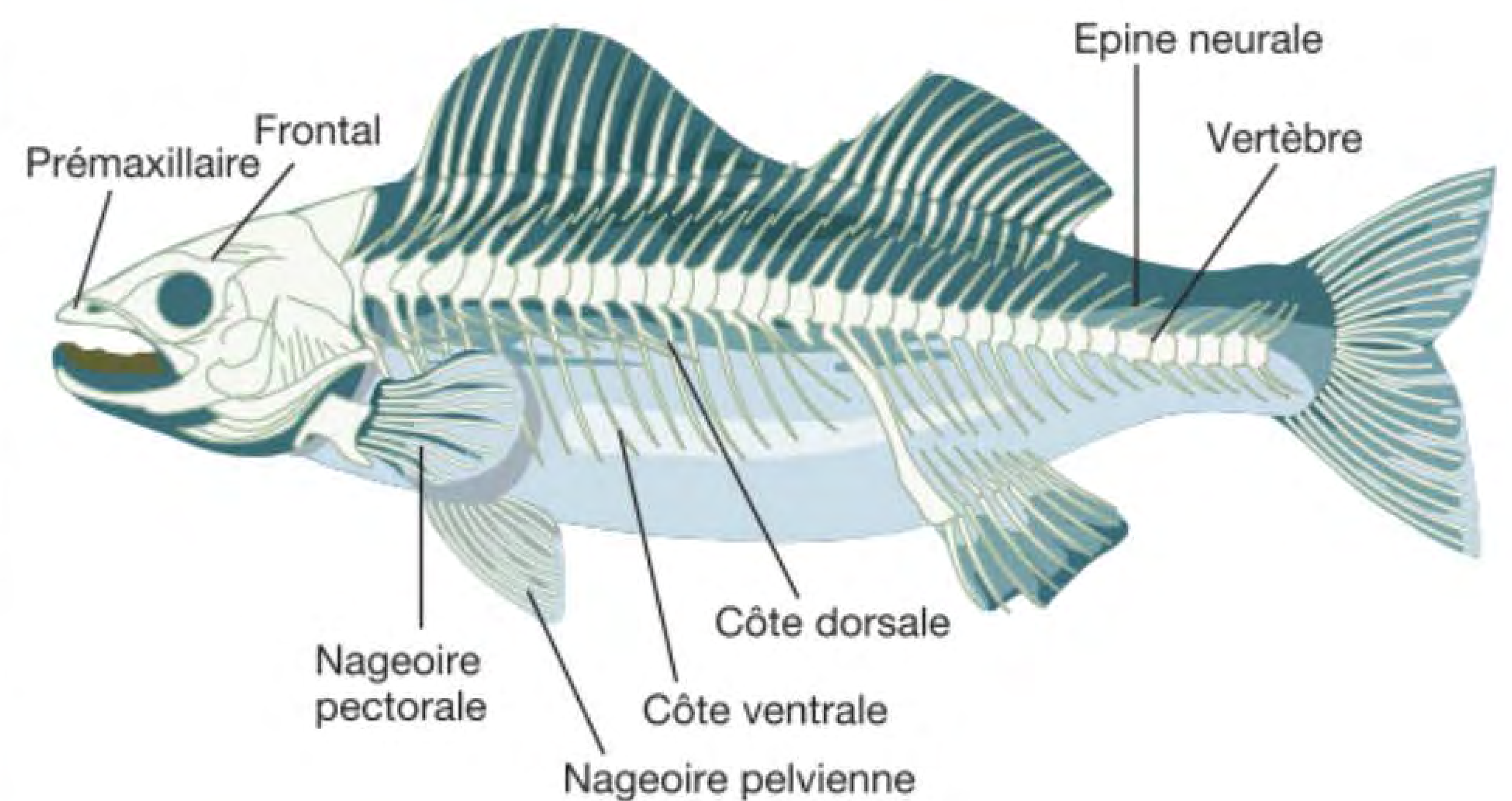



**FIGURE 23.13**

**Endosquelette de poisson.** Vue latérale d'un squelette de perche.

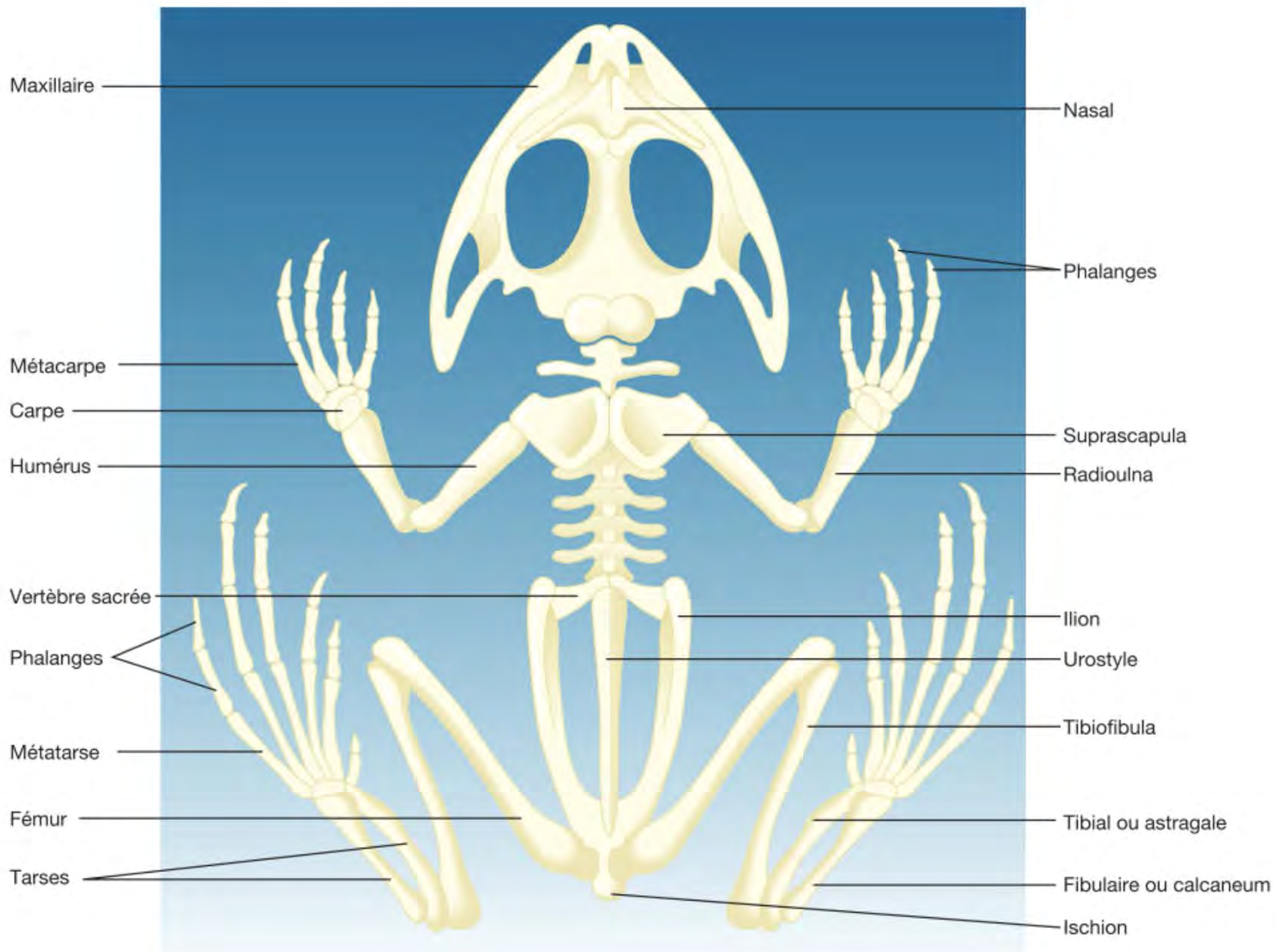



**FIGURE 23.14**

**Endosquelette de tétrapode.** Vue dorsale du squelette de grenouille.

sur terre se mirent en place sur une période d'environ 200 millions d'années. Durant cette évolution, l'endosquelette s'est modifié pour assurer le soutien sur terre (Figure 23.14). Cette fonction a résulté de spécialisations des disques intervertébraux qui font l'articulation entre vertèbres adjacentes. Les disques intervertébraux maintiennent la cohésion de la colonne vertébrale, absorbent les chocs et en même temps permettent la flexibilité de l'ensemble. L'os a remplacé le cartilage dans les côtes, qui deviennent plus rigides. Les types variés de tissus conjonctifs connectés à l'axe squelettique l'empêchent de s'affaisser. Les appendices sont allongés pour soutenir le corps sur des substrats durs et des changements dans l'épaule permettent au cou de se mouvoir plus librement.

## *L'endosquelette humain*

L'endosquelette humain comprend deux ensembles majeurs : le squelette axial et le squelette appendiculaire (N. d. T. ces deux ensembles sont traités chez l'homme dans le cadre de ce sous-paragraphe, mais cette subdivision du système squelettique n'est pas propre à l'homme et caractérise tous les vertébrés). Le **squelette axial** comprend le crâne, la colonne vertébrale, le sternum et les côtes. Le **squelette appendiculaire** est composé des appendices, de la ceinture pectorale et de la ceinture pelvienne (N. d. T. Dans certains ouvrages d'anatomie comparée, les ceintures forment une composante distincte des membres, désignée comme squelette zonal). Les ceintures attachent les membres antérieur et postérieur au squelette axial.

### Synthèse de la section 23.2

L'organisation d'un squelette hydrostatique est telle que la contraction musculaire fait pression sur le liquide corporel interne et force le corps à s'étendre. Les muscles antagonistes raccourcissent ensuite le corps et l'animal se déplace vers l'avant. Les exosquelettes d'invertébrés sont durs et composés de chitine et doivent être rejetés et renouvelés au cours de mues pour que l'animal puisse croître. Les endosquelettes sont faits de tissus conjonctifs fibreux denses et solidifiés, de cartilage ou d'os minéralisé.

***Quelles limites un exosquelette impose-t-il aux invertébrés terrestres ?***

## 23.3 Mouvement : Mouvement non musculaire et systèmes musculaires

### Compétences à acquérir

1. Décrire les trois types de mouvement non musculaire.
2. Expliquer le mécanisme de glissement des filaments dans la contraction musculaire.

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

### Evolution de la colonne vertébrale

Durant la gastrulation d'un embryon de vertébré, certaines des cellules qui ont migré à l'intérieur commencent à se spécialiser et se rassemblent pour former une structure en forme de tige appelée la notochorde (*voir Figure 17.6*). La notochorde est le précurseur de la colonne vertébrale et définit l'axe central du corps.

La colonne vertébrale est l'épine dorsale du squelette de vertébré. Elle s'étend à partir du crâne sur toute la longueur du tronc. Elle est stabilisée par des ligaments et des muscles qui permettent des mouvements de torsion et de courbure. Ce rôle locomoteur est particulièrement démonstratif chez les poissons, les tétrapodes sans membres et les mammifères. Par ailleurs, la colonne vertébrale protège la moelle épinière et le départ des nerfs spinaux et fournit un support pour le poids du corps.

Les poissons sont entourés d'eau qui offre une certaine résistance au déplacement vers l'avant mais procure la force nécessaire qui assure la flottabilité. Pour surmonter la résistance, le poisson pousse latéralement contre l'eau en ondulant de façon rythmique, dans des mouvements d'un côté à l'autre du tronc et de la queue (*voir Figure 23.24b*). Ces mouvements ont pour origine les muscles segmentaires attachés individuellement aux vertèbres de la colonne (*voir Figure 23.24a*) et les myoseptes. Les articulations entre les vertèbres, chez la plupart des poissons, permettent uniquement la flexibilité latérale, d'un côté à l'autre, de la colonne vertébrale.

En colonisant le milieu terrestre, les vertébrés ont initialement conservé le type de mouvement des poissons. C'était gauche, balourd et peu efficace. Contrairement à l'eau qui forme autour de l'animal un milieu uniforme, la terre qui est sous l'animal n'est pas uniforme mais couverte d'obstacles qui doivent être surmontés. Des forces de sélection ont donc modifié les articulations dans la colonne vertébrale de manière à ce qu'elle devienne également flexible dorso-ventralement. Ce nouveau type de flexibilité convient mieux à la locomotion sur terre mais permet aussi à la colonne de se courber et former un arc suffisamment fort pour suspendre le tronc au-dessus du sol entre les membres antérieurs et postérieurs. Ces changements qui, au cours du temps, se réalisèrent aux dépens de la flexibilité latérale, furent corrélés à une spécialisation régionale de la colonne.

Le mouvement est une caractéristique de certaines cellules, des protistes et des animaux. Par exemple, des globules blancs du sang, des cellules cœlomiques et des protistes comme *Amoeba* mettent en jeu un mouvement amoeboïde non musculaire. L'amoeboïsme est également pratiqué par les cellules embryonnaires, par les cellules recrutées pour la cicatrisation et par beaucoup de types cellulaires qui croissent en culture. D'autres protistes et certains invertébrés utilisent les cils ou les flagelles pour se déplacer. Les muscles et les systèmes musculaires sont trouvés dans la plupart des groupes d'invertébrés, depuis certains cnidaires (N. d. T. Les cellules musculaires vraies sont décrites chez les cnidaires anthozoaires et les cténophores ; tous les autres cnidaires ont des cellules myoépithéliales) jusqu'aux arthropodes (les muscles du vol chez les insectes par exemple). Chez les animaux d'organisation plus complexe, les muscles forment, avec les systèmes squelettiques auxquels ils s'attachent, un système moteur qui autorise la réalisation de mouvements plus élaborés.

## Mouvement non musculaire

Pratiquement toutes les cellules ont la capacité de déplacement et de changement de forme sous-tendue par la présence d'un cytosquelette (*voir Figure 2.19*). C'est à partir de ce cadre cellulaire de base que les mécanismes contractiles spécialisés ont évolué. Ainsi, les protistes protozoaires se déplacent au moyen de structures spécifiques non musculaires (pseudopodes, flagelles ou cils) qui impliquent les protéines contractiles actine et myosine. Les interactions entre ces protéines sont aussi responsables de la contraction musculaire des animaux. La présence de ces protéines chez les uns et les autres est un témoin des liens évolutifs qui lient ces deux groupes.

### *Mouvement amoeboïde*

Comme le nom le suggère, le **mouvement amoeboïde** a été observé en premier chez *Amoeba* (Amibe). La membrane plasmique d'une amibe a des propriétés adhésives, car les nouveaux **pseudopodes** (Gr. *pseudes*, faux + *podion*, petit pied) formés se fixent au substrat par le biais de protéines membranaires d'adhésion. Par ailleurs la membrane plasmique semble glisser sur le cytoplasme sous-jacent lorsque l'amibe se déplace. La membrane plasmique « roule » d'une façon grossièrement comparable au mouvement de la chaîne d'un bulldozer sur ses roues. Une fine couche de cytoplasme fluide entre la membrane et l'ectoplasme facilite ce glissement.

Lors du déplacement de l'amibe, l'endoplasme fluide s'écoule vers l'avant dans la zone de fontaine (zone frontale) du pseudopode qui fait protrusion. À l'extrémité du pseudopode, il se gélifie et se transforme en ectoplasme. Dans le même temps, à l'extrémité opposée, au niveau de la zone dite de recrutement, l'ectoplasme se fluidifie en endoplasme qui commence à s'écouler vers l'avant (Figure 23.15).

À l'échelle moléculaire, le mouvement amoeboïde dépend de l'actine et de protéines régulatrices. En accord avec l'hypothèse la plus récente, la pression hydrostatique créée lors de la protrusion du

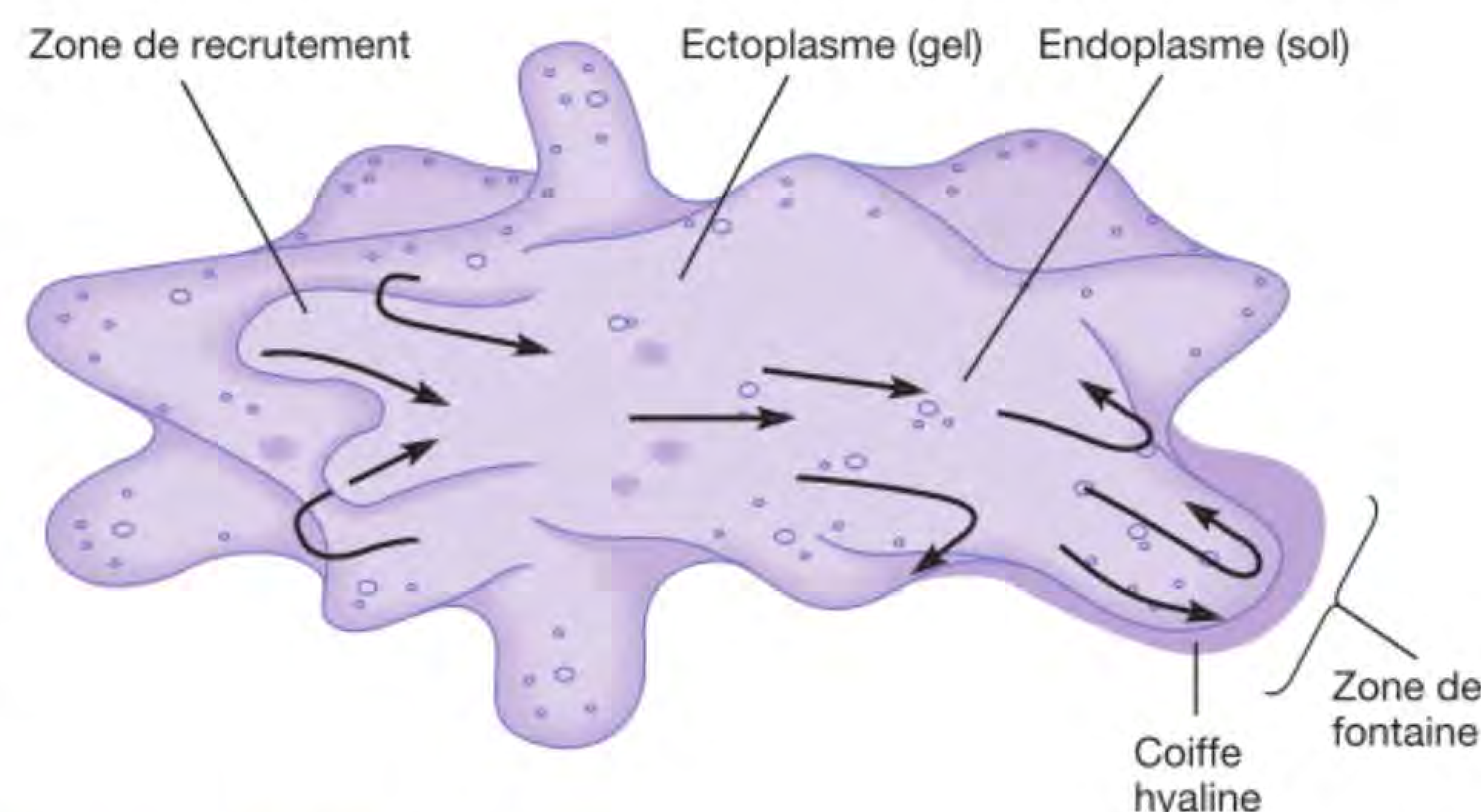



**FIGURE 23.15**

**Mécanisme du mouvement amoeboïde.** L'endoplasme (sol) s'écoule dans le pseudopode en formation. Au sommet du pseudopode (zone de fontaine) l'endoplasme se transforme en ectoplasme (gel). À l'extrémité opposée (zone de recrutement) de l'amibe, l'ectoplasme se transforme en endoplasme et commence à s'écouler dans la direction du mouvement.

pseudopode entraîne l'actine dans le flux endoplasmique où elle se dissocie des protéines régulatrices. Ainsi séparée, elle polymérise en un réseau qui forme le gel ectoplasmique. Sur le bord opposé du gel, l'actine, non agencée en réseau, interagit (en présence d'ions calcium) avec la myosine et engendre la poussée à l'intérieur du pseudopode.

### *Mouvements ciliaire et flagellaire*

À l'exception des arthropodes, des cils et flagelles locomoteurs sont présents dans chaque phylum animal. Structuralement, les **cils** et les **flagelles** ont la même organisation, mais les cils sont plus courts et plus nombreux, alors que les flagelles sont longs, seuls ou par paire. Les flagelles sont trouvés chez beaucoup d'eucaryotes unicellulaires, chez les spermatozoïdes d'animaux et les choanocytes de spongiaires.

Les mouvements ciliaires sont coordonnés. Chez les protozoaires ciliés, par exemple, les cils sont disposés en rangées. Les rangées de cils battent légèrement en opposition les unes avec les autres et des vagues ciliaires parcourent périodiquement la surface du protozoaire (Figure 23.16). Dans les faits, beaucoup de ciliés peuvent rapidement renverser la direction du battement ce qui entraîne un changement d'orientation des vagues et du déplacement.

L'épiderme, des vers plats qui mènent une vie libre (les turbellariés par exemple) et des némertes, est cilié. Les spécimens les plus petits (environ 1 mm de long) sont les plus performants dans la locomotion ciliaire. Les vers plats de grande taille ont retenu la **reptation ciliaire** comme moyen de locomotion et les animaux les plus grands qui exploitent ce mode de locomotion sont les némertes. Les activités musculaires des vers plats et des némertes sont variées, péristaltisme, mouvements en boucle avec adhésion antérieure et postérieure. La coexistence de moteurs ciliaire et musculaire pour la locomotion chez les vers plats et les némertes laisse supposer que la transition d'une locomotion ciliaire vers une locomotion musculaire a dû prendre place chez des formes ancestrales ressemblant à des vers plats.

## Une introduction sur les muscles des animaux

Le tissu musculaire est le siège de la force motrice et de la puissance qui sous-tendent le mouvement chez la plupart des invertébrés et des vertébrés.

La capacité à se déplacer – une des propriétés qui définit le mieux les animaux – est souvent une affaire de vie ou de mort. Chez les espèces de mammifères sur lesquelles des mesures ont pu être faites, environ 40 % de la masse totale du corps est du muscle – preuve évidente de l'importance du mouvement.

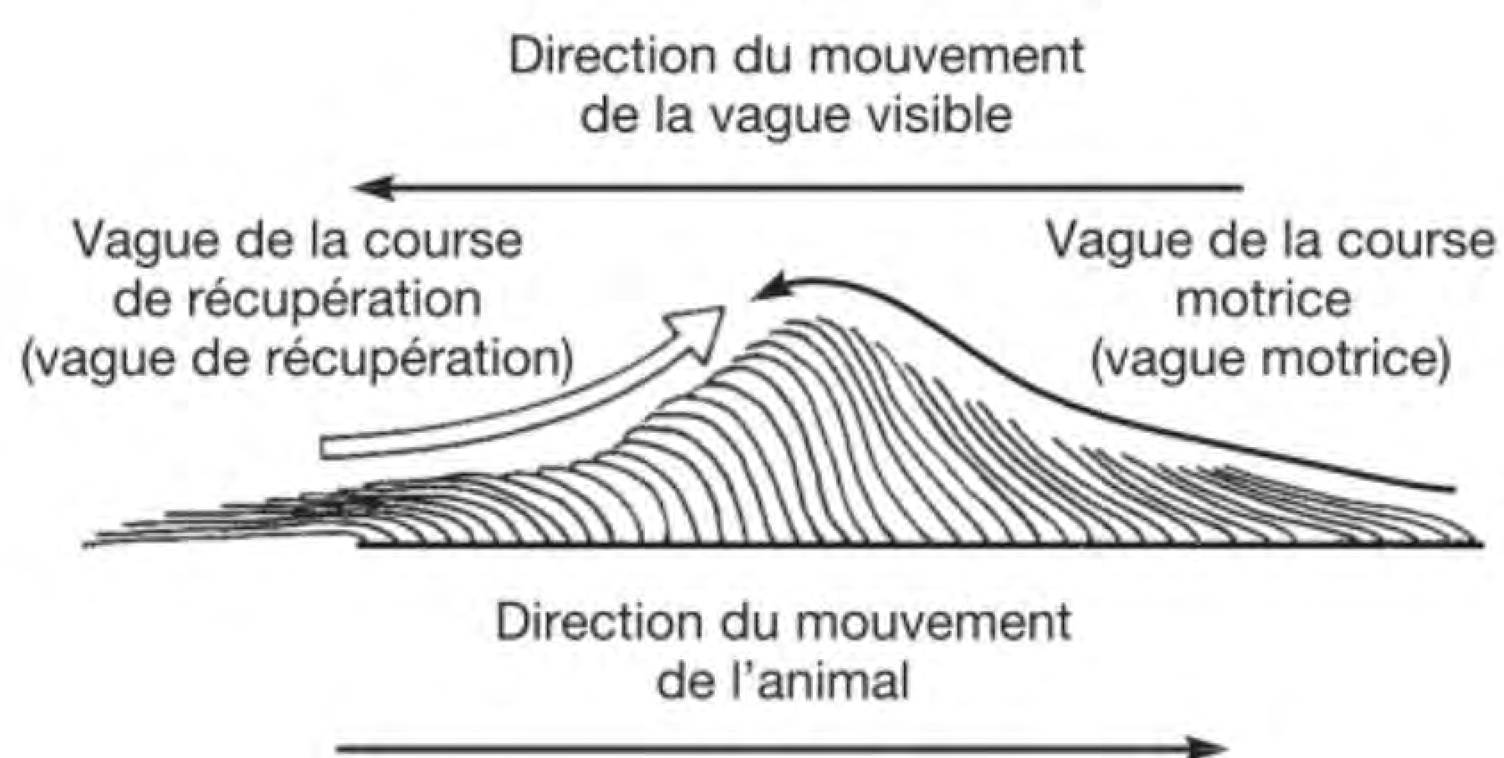



**FIGURE 23.16**

**Mouvement ciliaire.** Une vague métachronale (coordonnée) se déplaçant le long d'une rangée de cils.

La propriété physiologique fondamentale du tissu musculaire est la contractilité, c'est-à-dire la possibilité de se contracter et de se raccourcir. Le tissu musculaire a trois autres propriétés importantes : (1) excitabilité (ou irritabilité) ou capacité à recevoir et à répondre à un stimulus ; (2) extensibilité ou possibilité de s'allonger et (3) élasticité c'est-à-dire capacité à retrouver la forme initiale, à retourner à l'état initial après allongement ou contraction.

Les animaux ont un ou plus des trois types suivants de tissu musculaire : lisse, cardiaque, squelettique. Les cellules contractiles de ces tissus portent le nom de **fibres musculaires**.

Le **muscle lisse** est encore appelé muscle involontaire, car les centres nerveux supérieurs ne contrôlent pas ses contractions. Les fibres musculaires lisses ont un noyau unique, sont de forme allongée et sont agencées de façon parallèle de manière à former des feuillets (*voir Figure 2.25p*). Le muscle lisse maintient un bon tonus (un degré normal de tension) même sans stimulation nerveuse. Il se contracte lentement, mais peut soutenir un état de contraction prolongé et ne se fatigue pas facilement.

Le muscle lisse est le type prédominant de beaucoup d'invertébrés. Il constitue, par exemple, une partie des muscles adducteurs qui ferment les valves des clams et d'autres mollusques bivalves. Ces muscles donnent aux bivalves la faculté de « se taire », de rester fermés pendant des jours face à des prédateurs avec une dépense énergétique faible, voire nulle.

Les fibres musculaires striées à noyau unique communes chez les invertébrés et, chez les vertébrés, ne sont présentes que dans le cœur où leur ensemble forme le muscle cardiaque. Les fibres du **muscle cardiaque** sont involontaires, ont un seul noyau, sont striées (ont des bandes sombres et des bandes claires) et sont ramifiées (*voir Figure 2.25q*). Cette ramification permet aux fibres de s'emboîter pour produire une plus grande force pendant la contraction. Les cœurs sont infatigables, car les fibres cardiaques se relâchent complètement entre les contractions.

Le **muscle squelettique**, également strié, est un muscle volontaire, car le système nerveux contrôle en permanence ses contractions. Ses fibres sont plurinucléées et striées (*voir Figure 2.25o*). Les muscles squelettiques s'attachent au squelette (endo- et exosquelettes). Les muscles squelettiques, en se contractant, se raccourcissent. Ils peuvent tirer, mais non pousser. En conséquence, les muscles squelettiques fonctionnent en paires antagonistes. Par exemple, un muscle de la paire fléchit une articulation et place le membre fermement contre le corps,alors que l'autre muscle ouvre l'articulation et éloigne le membre du corps (*voir Figure 23.11b*).

## Le système musculaire des invertébrés

Les muscles des invertébrés présentent quelques différences fonctionnelles avec les muscles squelettiques des vertébrés (décrits plus loin). Chez les arthropodes, une fibre musculaire typique est au moins innervée par deux nerfs moteurs. L'un entraîne une contraction rapide, l'autre une contraction lente. Une autre différence concerne les muscles du vol de certains insectes (abeilles, guêpes, mouches et coléoptères). Ces muscles sont qualifiés d'asynchrones, car le mouvement de l'aile vers le haut (plutôt que l'impulsion nerveuse) active les muscles qui entraînent le coup d'aile vers le bas. Chez le moucheron (un diptère apparenté à la mouche et au moustique), par exemple, le rythme est de l'ordre d'un millier de fois par seconde.

Comprendre les modalités de la locomotion chez les invertébrés est cruciale pour tenter de préciser les origines évolutives des différents groupes. Plusieurs types de locomotion sont décrits ci-après.

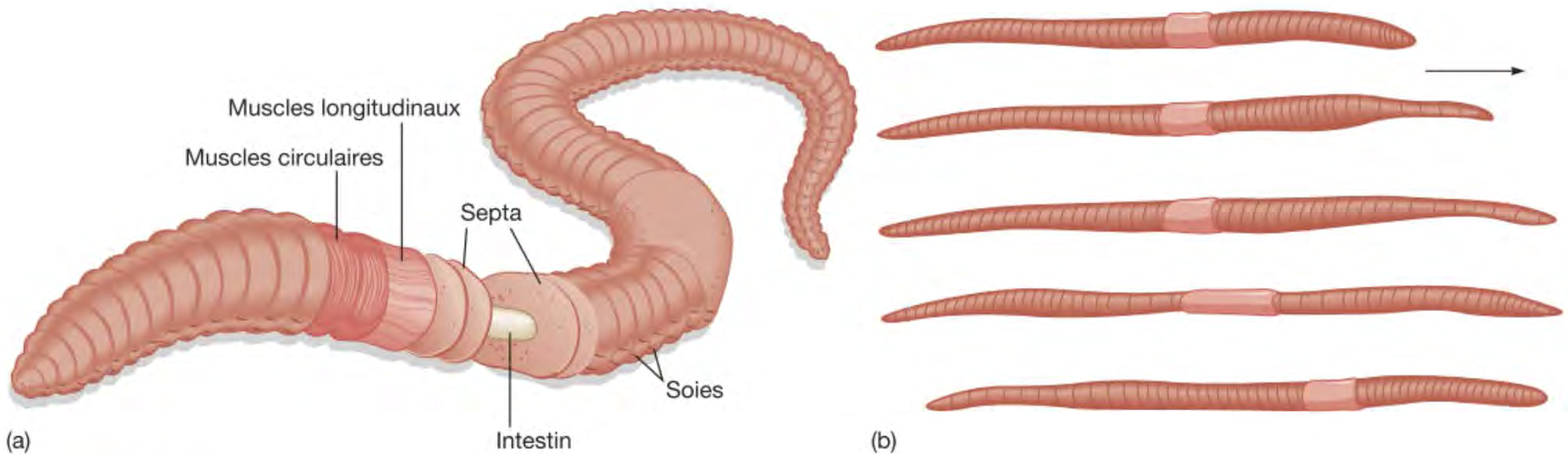



**FIGURE 23.17**

**Étapes successives du mouvement d'un ver de terre.** (*a*) Quand les muscles longitudinaux se contractent et les muscles circulaires se relâchent, les segments gonflent et restent immobiles sur le sol. (*b*) En avant de chaque région de contraction des muscles longitudinaux, les muscles circulaires se contractent entraînant l'allongement des segments et le mouvement vers l'avant. La contraction des muscles longitudinaux dans les segments situés en arrière de la région de bombement provoque leur mouvement vers l'avant. Pour simplifier, les mouvements des soies ne sont pas schématisés. *Adapté d'après A LIFE OF INVERTEBRATES ©1979 W.D. Russell-Hunter.*

## *La locomotion des invertébrés à corps mou*

Beaucoup d'invertébrés à corps mou peuvent se déplacer sur un substrat ferme. Par exemple, les planaires, certains cnidaires et les mollusques gastéropodes se déplacent en provoquant des vagues de contraction dans les systèmes musculaires qui sont appliqués contre le substrat. Ce type de locomotion est appelé **locomotion pédale**. Cela est bien visible si l'on regarde la surface ventrale d'une planaire ou de l'escargot glissant sur une plaque de verre. Chez l'escargot terrestre *Helix*, plusieurs vagues parcourent simultanément la longueur du pied, dans le sens du déplacement de l'animal, mais à plus grande vitesse.

Chez les plathelminthes de grande taille et les némertes la composante musculaire de ce type de locomotion est importante. Les contractions alternatives des muscles circulaires et longitudinaux génèrent des vagues péristaltiques qui amplifient le déplacement produit par les cils. Ce système est très développé chez les vers coelomates métamérisés, particulièrement les vers de terre (Figure 23.17). Les sangsues et certaines larves d'insectes effectuent des **mouvements en boucle**. Les ventouses antérieure et postérieure des sangsues sont des points d'attache alternatifs transitoires (Figure 23.18*a*). Les chenilles de lépidoptères ont un mode de locomotion similaire, dans lequel les arcs-boutements du corps sont équivalents à la contraction des muscles longitudinaux (Figure 23.18*b*).

Les vers polychètes se déplacent en utilisant les mouvements alternés de leurs parapodes,dont les extrémités s'attachent au substrat puis se déplacent vers l'arrière propulsant le polychète en sens inverse (Figure23.19).

Le **système aquifère** des échinodermes offre un moyen de locomotion unique. Par exemple, les étoiles de mer ont typiquement cinq bras, qui renferment un canal aquifère. Les canaux conduisent à des ampoules et des tubes pédieux ou pieds ambulacraires (Figure 23.20*a*, *b*). La contraction des muscles comprime les ampoules et l'eau s'engage dans les pieds, alors que la contraction des pieds entraîne le mouvement inverse. Les pieds peuvent ainsi s'allonger sous l'effet de la pression hydraulique, par turgescence et faire des sortes de pas (Figure 23.20*c*).

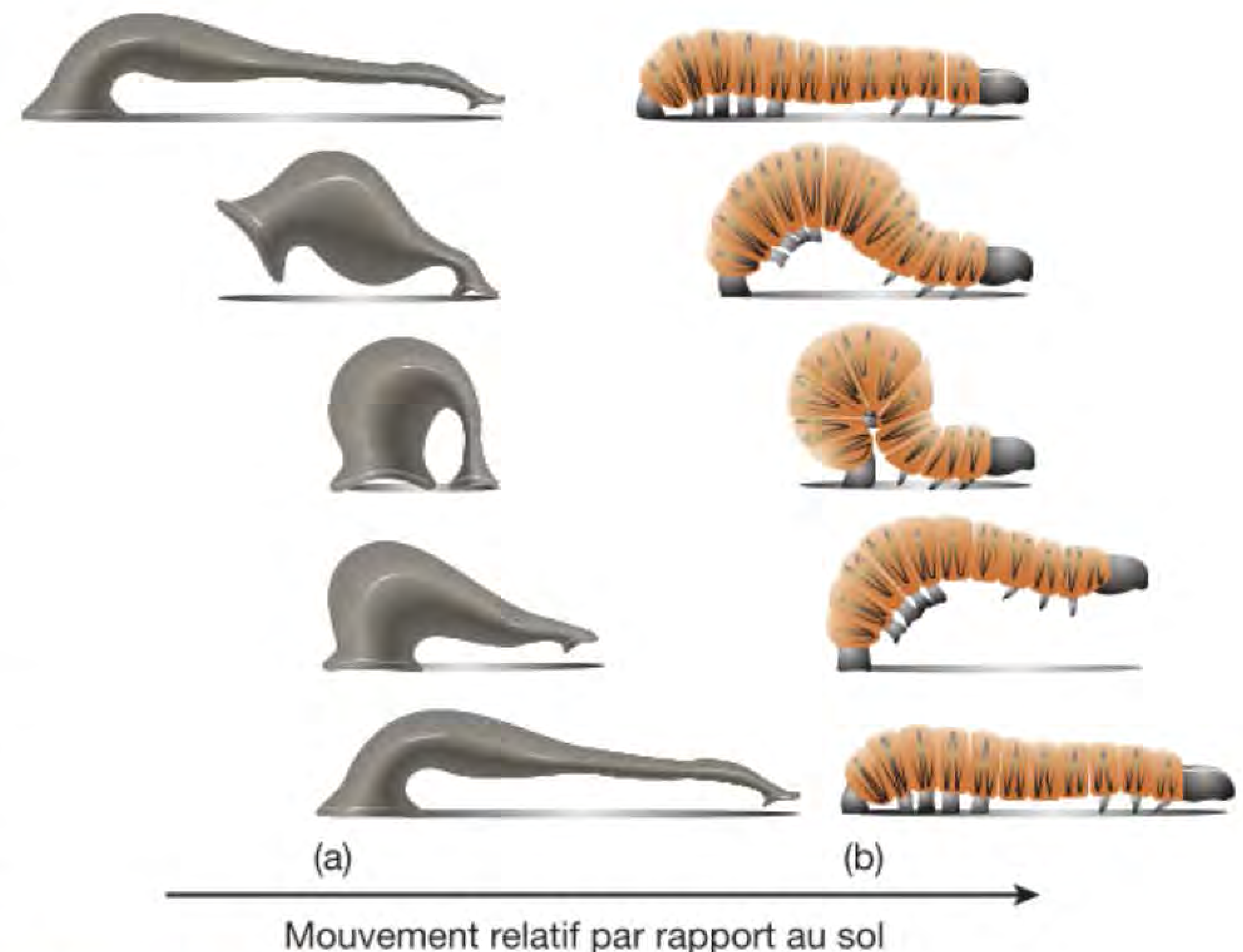



**FIGURE 23.18**

**Mouvements en boucle.** (*a*) Les sangsues ont des ventouses antérieure et postérieure qu'elles fixent alternativement au substrat dans des mouvements en boucle pour se déplacer vers l'avant. (*b*) Certaines larves d'insectes, comme les chenilles de lépidoptères, procèdent de façon similaire. La chenille utilise des mouvements d'arc-boutement pour se déplacer vers l'avant. *Adapté d'après A LIFE OF INVERTEBRATES ©1979 W.D. Russell-Hunter.*

## *Locomotion terrestre des invertébrés : la marche*

Les invertébrés (arthropodes terrestres) qui vivent dans la terre ou sur la terre occupent des environnements qui sont plus denses que l'air. Ils ont donc besoin d'un support structural et ceux qui se déplacent rapidement utilisent des éléments squelettiques rigides qui interagissent avec le sol. Ces éléments sont représentés par des articulations flexibles, des tendons et des muscles qui s'attachent à la cuticule rigide qui forme les appendices. Les pattes locomotrices de

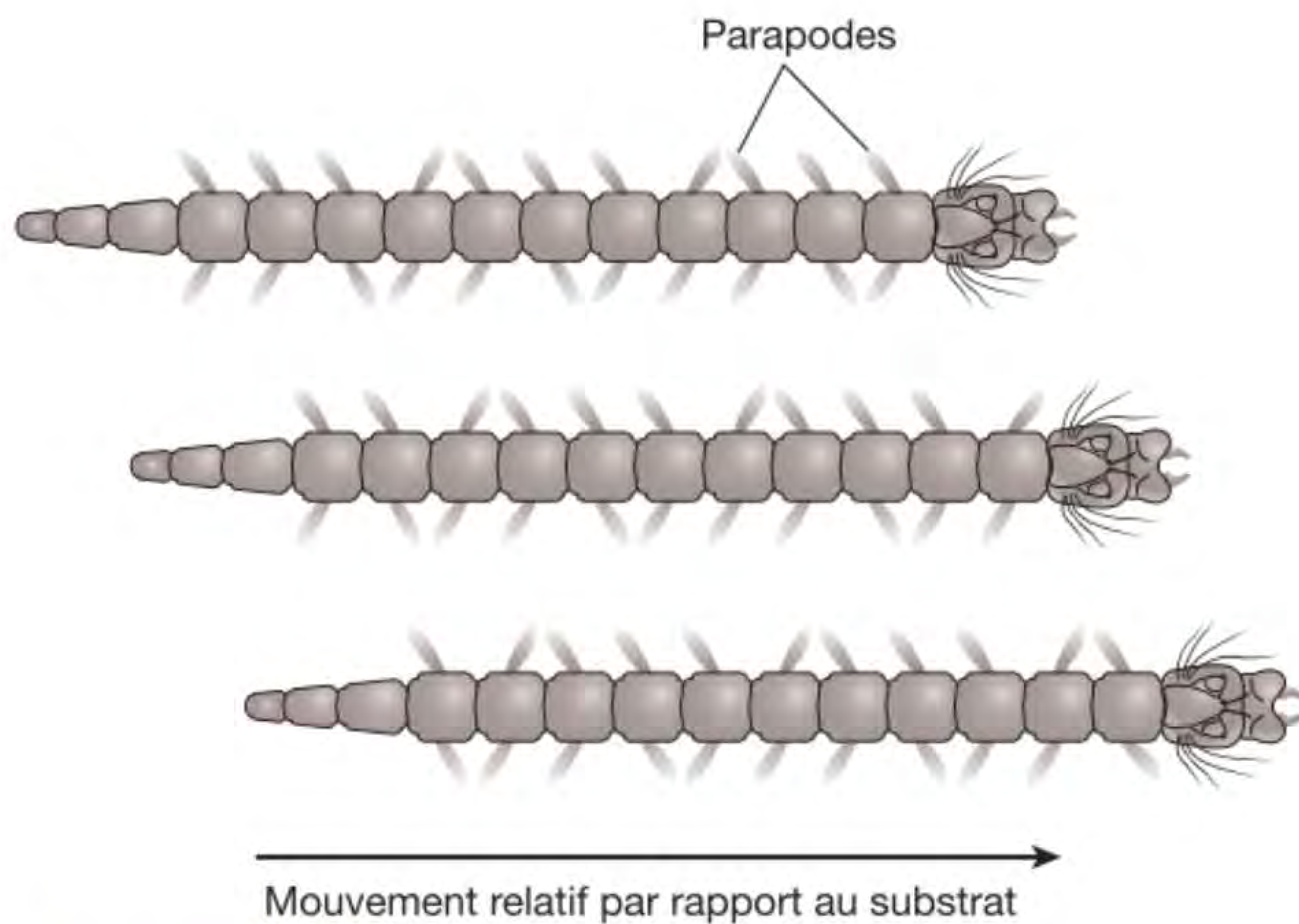



**FIGURE 23.19**

**Locomotion d'un polychète.** Quand un polychète (une néréis par exemple) rampe lentement, les extrémités de ces nombreux parapodes se déplacent postérieurement par rapport au corps. Puisque les extrémités touchent le substrat, le corps est déplacé vers l'avant. De plus, une vague d'activité coordonnée des parapodes progresse de l'arrière vers l'avant, avec les parapodes droit et gauche étant exactement décalés d'une demi-phase. Cela assure que chaque parapode exécute sa course motrice sans interférer avec celui qui est situé immédiatement en arrière. Par souci de simplification, les mouvements des soies ne sont pas figurés.

la plupart des arthropodes (Crustacés, Chélicérates, Myriapodes et Hexapodes) ont une structure remarquablement uniforme. Elles sont formées d'une série d'articles, joints entre eux, et de moins en moins massifs vers l'extrémité (Figure 23.21*a*). Les mouvements des articles les uns par rapport aux autres se font dans un seul plan. Les appendices peuvent s'étendre (augmentation de l'angle entre deux articles) ou fléchir (diminution de l'angle). À la jonction basale avec le corps, le plan de l'appendice peut également faire une rotation, laquelle est responsable du mouvement vers l'avant. Le corps est typiquement suspendu entre les paires latérales d'appendices et les mouvements de la marche n'impliquent ni qu'il soit surélevé ni qu'il soit surbaissé. Pour l'arthropode, la trajectoire de chaque appendice est différente, mais jamais chevauchante (Figure 23.22). La plupart des arthropodes marchent vers l'avant, mais les crabes se déplacent latéralement.

## *Locomotion terrestre chez les invertébrés : le vol*

Les propriétés physiques de la cuticule d'un arthropode sont telles (robustesse notamment et indéformabilité lorsque les muscles se contractent) que le vol vrai a évolué au sein des insectes ptérygotes sur une période d'environ 200 millions d'années. Depuis, le mécanisme de base du vol a été modifié. Le résultat est que les insectes actuels présentent une gamme étendue d'adaptations structurales et de mécanismes de vol (*voir Figure 15.5*).

## *Locomotion terrestre chez les invertébrés : le saut*

Certains insectes (puces, sauterelles, cicadelles) peuvent sauter. Le plus souvent, c'est une réaction de fuite. Pour sauter, un insecte doit exercer une force sur le sol suffisante pour pouvoir décoller, donc supérieure à son poids. Les pattes longues amplifient l'avantage mécanique qu'apporte la présence de muscles extenseurs. C'est pourquoi les insectes sauteurs ont des pattes relativement longues. La résistance

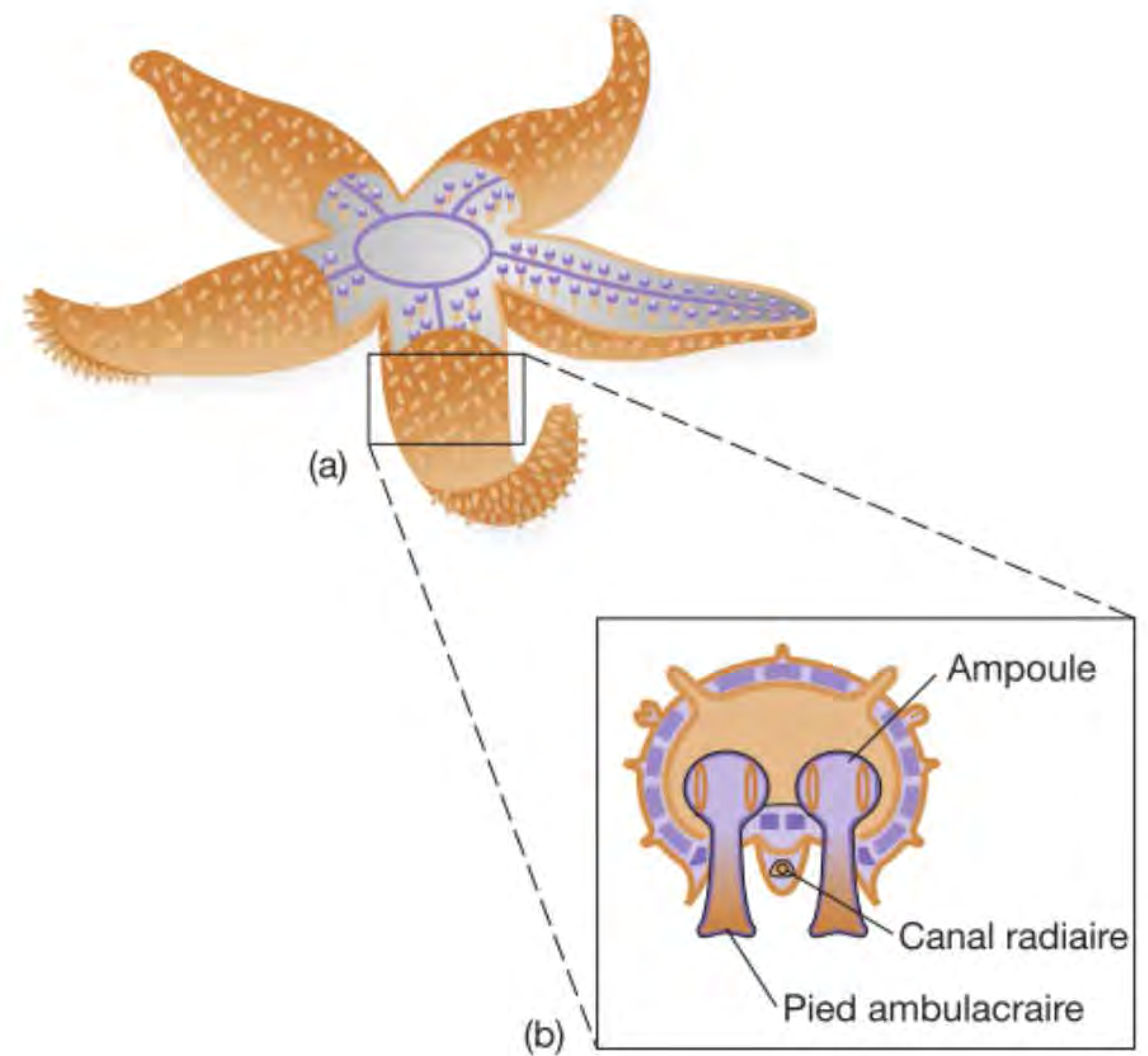



**FIGURE 23.20**

**Système vasculaire aquifère des échinodermes.** (*a*) Organisation générale du système aquifère. (*b*) Section transversale d'un bras montrant le canal radiaire, les ampoules et les pieds ambulacraires (tubes pédieux) du système aquifère. (*c*) Cycle de marche d'un pied ambulacraire. Pour simplifier, les muscles rétracteurs du pied ambulacraire ne sont pas représentés.

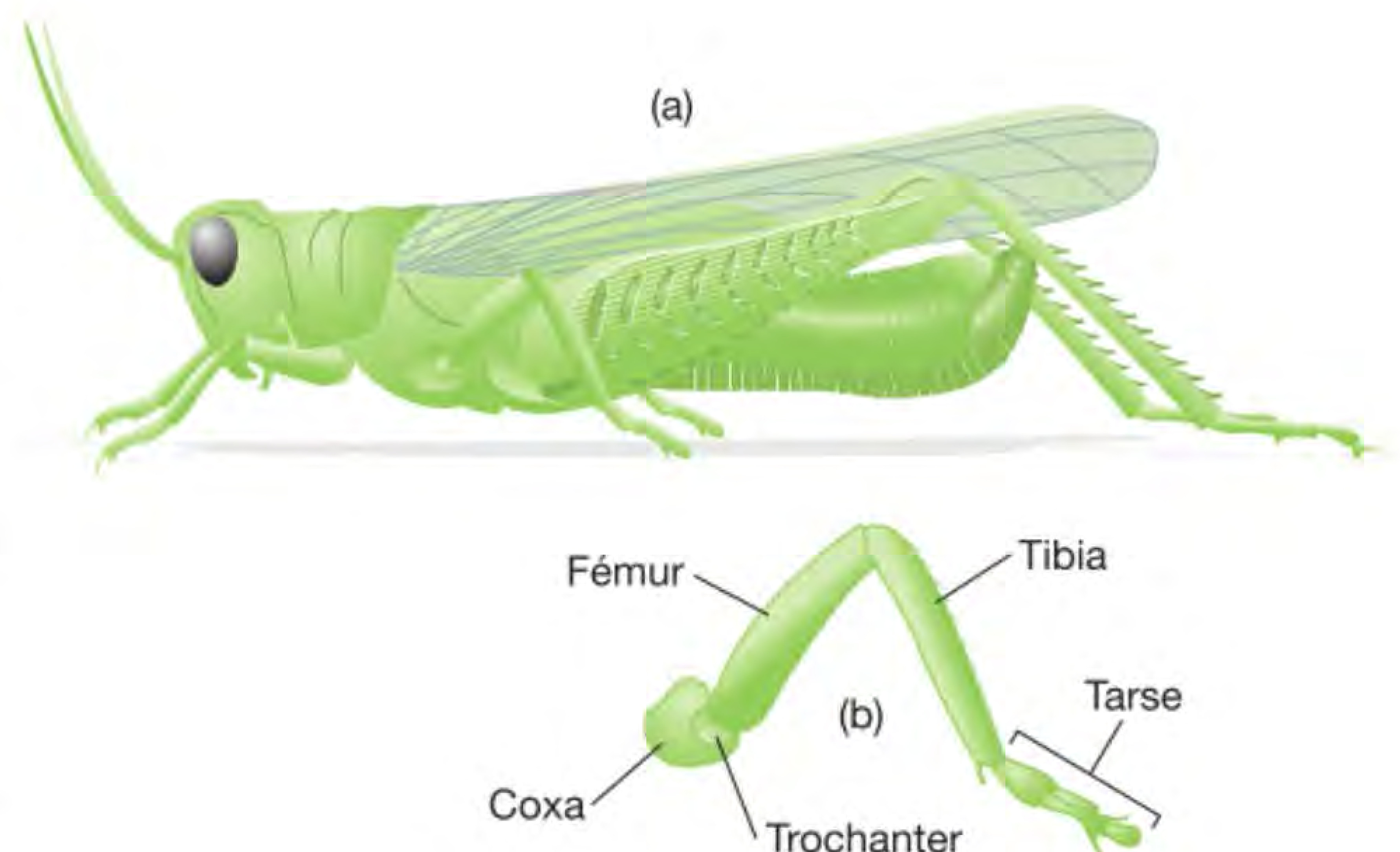



**FIGURE 23.21**

**Patte typique d'un arthropode.** (*a*) Noter que la plupart des muscles sont dans la partie proximale de l'appendice. (*b*) Détail de l'organisation de la patte d'arthropode.

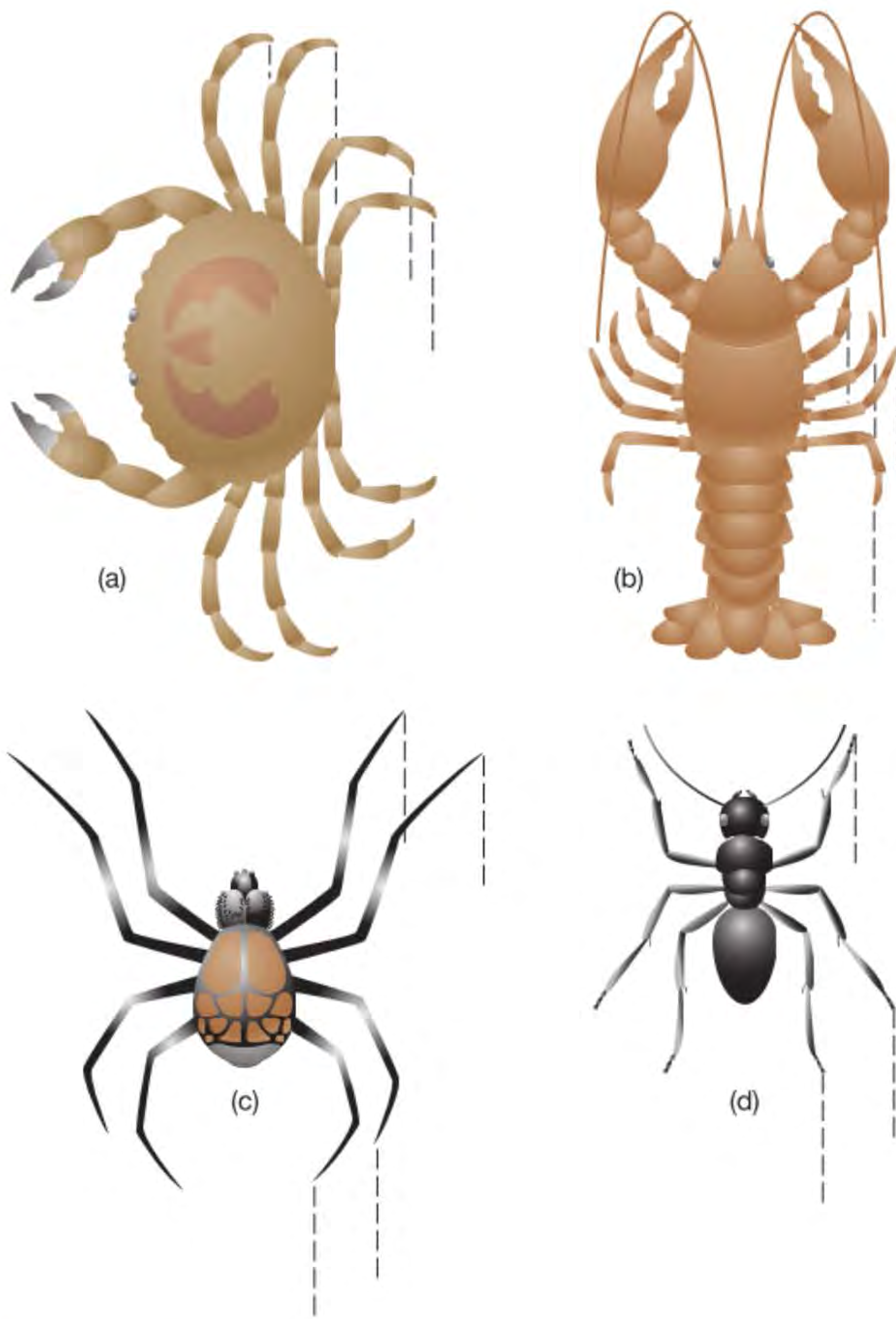



**FIGURE 23.22**

**Marche : Trajectoires des pattes de plusieurs arthropodes.** (*a*) Les crabes se déplacent latéralement, mouvement qui résulte de l'extension et de la rétraction des articulations basales de la patte. Les autres arthropodes, comme (*b*) le homard, (*c*) l'araignée et (*d*) l'insecte n'ont pas de trajectoires chevauchantes des pattes et se déplacent vers l'avant par rotation de l'articulation basale de la patte par rapport au corps.

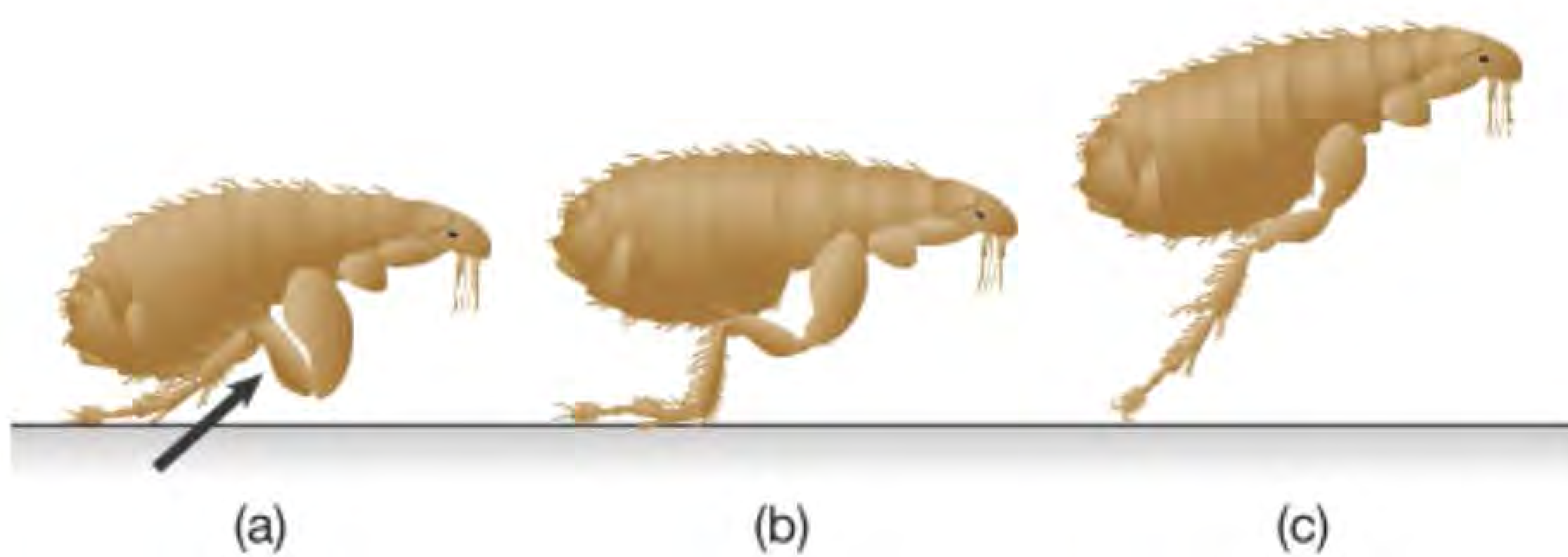



**FIGURE 23.23**

**Saut de puce.** Une puce a un exosquelette articulé. (*a*) Quand la puce est au repos, le fémur (flèche noire) de la troisième paire de pattes (seule une patte est montrée) est relevé, les articulations sont bloquées et l'énergie est stockée dans la protéine élastique (« caoutchouc animal » ou résiline) de la cuticule. (*b*) Quand la puce commence à sauter, la relaxation des muscles débloque les articulations. (*c*) La force exercée contre le sol par le tibia donne à la puce une vitesse spécifique qui détermine la hauteur du saut. Le saut résulte de la libération rapide de l'énergie stockée dans la résiline.

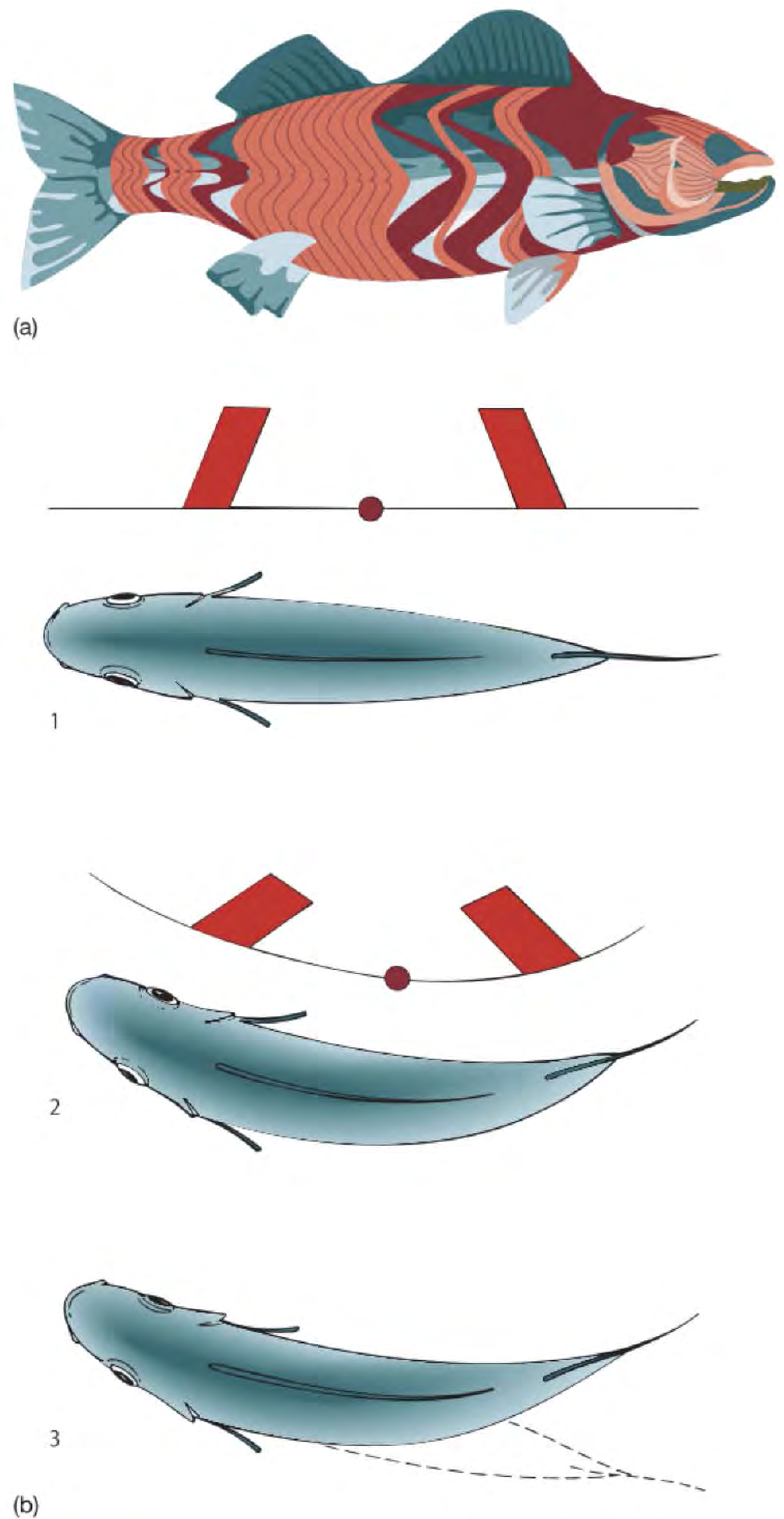



**FIGURE 23.24**

**Musculature du poisson.** (*a*) Muscles squelettiques d'un poisson osseux (perche), principalement ceux du tronc et de la queue. Ces muscles forment des blocs appelés myomères séparés par des cloisons conjonctives. Noter que les myomères sont flexueux et ont la forme d'un W. Les couleurs (rouge, orange, bleu) représentent différents myomères. (*b*) Mouvements du poisson dépendant des contractions des myomères. (1) Les forces musculaires provoquent une rotation des segments myomériques plutôt que leur raccourcissement. (2) La rotation des segments myomériques cranial et caudal courbe le corps du poisson au niveau d'un point situé à mi-chemin entre les deux segments. (3) Les courbures alternées de l'extrémité caudale du corps propulsent le poisson vers l'avant.

mécanique de la cuticule, qui agit comme un levier dans un tel système, a probablement limité l'évolution vers ce type de locomotion.

## Le système musculaire des vertébrés

L'endosquelette des vertébrés fournit les points d'ancrage pour les muscles. Les **tendons**, bandes de tissu fibreux et résistant, attachent les muscles au squelette.

La majeure partie de la musculature des poissons est structurée en **myomères** (Gr. *myo*, muscle + *meros*, partie) segmentaires (Figure 23.24*a*). Les myomères en contraction sont à l'origine des ondulations du tronc et de la queue qui assurent la locomotion du poisson (Figure 23.24*b*).

La transition de l'eau à la terre a entraîné des changements dans l'organisation de la musculature du corps. Comme cela a été noté précédemment, l'importance des membres dans la locomotion augmente alors que celle des mouvements du tronc décroît. L'organisation segmentaire des myomères du tronc est perdue. Les muscles du dos deviennent plus nombreux et puissants. Ces adaptations évolutives sont bien illustrées par la comparaison de la quantité de nourriture que procurent un plat de poisson et un plat de cuisses de grenouille.




### *Contraction du muscle squelettique*

Chaque fibre d'un muscle squelettique, observée au microscope photonique, présente une succession de bandes sombres et de bandes claires (*voir Figure 2.25o*). La striation des fibres entières est due à l'alternance des bandes sombres et claires des fines **myofibrilles** que renferme chacune d'elles (Figure 23.25*a-c*). La microscopie électronique et les analyses biochimiques montrent que ces bandes dépendent de l'agencement spatial de deux protéines



**FIGURE 23.25**

**Structure du tissu musculaire squelettique.** (*a*) Un muscle squelettique de l'avant-bras est fait de nombreuses fibres musculaires (cellules) (*b*) regroupées à l'intérieur d'une gaine de tissu conjonctif. (*c*) Une fibre de muscle squelettique contient de nombreuses myofibrilles, chacune d'elles structurée en unités fonctionnelles (*d*) appelées sarcomères. (*e*) Les striations caractéristiques d'un sarcomère sont dues à l'arrangement des filaments d'actine et de myosine.



## Comment savons-nous que l'actine glisse sur la myosine au cours de la contraction musculaire ?

En 1954, Andrew Huxley et Jean Hanson proposèrent que les myofibrilles à l'intérieur des cellules musculaires squelettiques aient un aspect strié.

Cette apparence striée est causée par la répétition d'unités claire-sombre appelées sarcomères. Leurs études comparatives montrèrent que les sarcomères s'allongent dans un musclé étiré et se raccourcissent dans un muscle contracté.

Pour expliquer ces observations, les deux chercheurs firent l'hypothèse que le pattern des bandes dans un sarcomère est dû à la présence de deux types de filaments – épais et fins- et que ces filaments glissent les uns par rapport aux autres durant la contraction (*voir Figure 23.26*). Les recherches qui suivirent montrèrent que quand de l'actine et de la myosine, préalablement isolées, étaient mélangées sur une lame de verre en présence d'ATP, la myosine se déplaçait lentement sur l'actine. L'hypothèse émise était donc vérifiée, les filaments épais (myosine) et fins (-actine) glissent les uns sur les autres ; c'est le modèle du glissement des filaments.

musculaires, l'**actine** et la **myosine**. Les molécules de myosine s'assemblent et forment des filaments épais, celles d'actine forment des myofilaments fins. Comme le montre la Figure 23.25*c-e*, les bandes claires d'une myofibille (bandes I) contiennent uniquement de l'actine alors que les bandes sombres (bandes A) contiennent à la fois de l'actine et de la myosine.

Les niveaux d'organisation d'un muscle squelettique peuvent être résumés de la façon suivante :

| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Muscle entier et faisceaux | → | Fibre musculaire | → | Myofibrille | → | Filaments épais et filaments fins | → | Myosine et Actine |
| (un organe et ses subdivisions) | | (une cellule) | | (un organite spécialisé) | | (Eléments du cytosquelette) | | (protéines) |

L'unité fonctionnelle (contractile) d'une myofibrille est le **sarcomère**, qui s'étend d'une strie Z à une autre. Il faut noter que les filaments d'actine s'attachent aux stries Z, mais pas les filaments épais de myosine (Figure 23.25*e*). Quand un sarcomère se contracte, les filaments d'actine glissent sur les filaments de myosine et se rapprochent. Ce processus raccourcit le sarcomère. Le raccourcissement combiné de tous les sarcomères entraîne la contraction de la fibre, puis celle du muscle entier. Le mouvement de l'actine par rapport à la myosine porte le nom de modèle de glissement des filaments de la contraction du muscle.

Un mécanisme d'encliquetage entre les deux types de myofilaments est à la base de la contraction. Les molécules de myosine portent des projections globulaires (têtes) qui interagissent avec des sites spécifiques des molécules d'actine formant des ponts transversaux (Figure 23.26). Le déplacement des ponts une fois établis exerce une force sur les filaments d'actine qui glissent et se rapprochent.

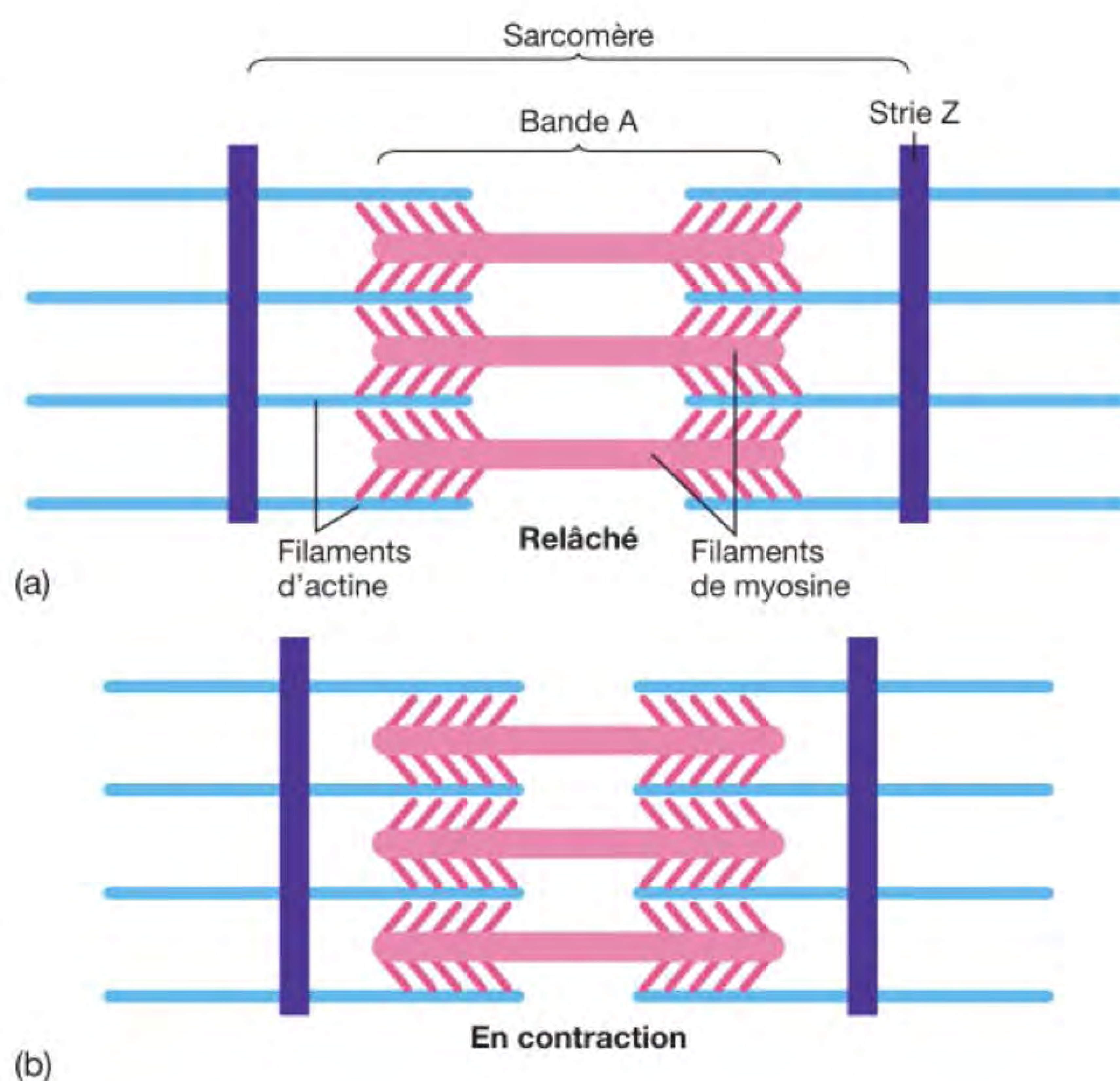



**FIGURE 23.26**

**Modèle de la contraction musculaire par glissement de filaments.** (*a*) Un sarcomère en état de relâchement ou de décontraction. (*b*) Lorsque le sarcomère se contracte, les filaments de myosine forment des ponts avec les filaments d'actine qu'ils tirent et qui glissent ou coulissent entre eux. Comparer la longueur du sarcomère en (*a*) et (*b*).

## *Contrôle de la contraction du muscle squelettique*

Quand un nerf moteur conduit une impulsion nerveuse vers les fibres musculaires, celles-ci sont stimulées et se contractent en tant qu'unité motrice. Une **unité motrice** comprend une fibre nerveuse motrice et les fibres musculaires avec lesquelles elle communique. Un espace sépare l'extrémité spécialisée de la fibre nerveuse motrice de la membrane (**sarcolemme**) de la fibre musculaire. La plaque motrice est la portion spécialisée du sarcolemme qui entoure l'extrémité terminale de la fibre nerveuse. L'ensemble des structures constitue une **jonction neuromusculaire** (ou synapse neuromusculaire) (Figure 23.27).



**Animation**
**Fonction d'une jonction neuromusculaire**

Quand les impulsions nerveuses atteignent les extrémités de l'arborisation terminale d'une fibre nerveuse, les vésicules synaptiques qui y sont rassemblées libèrent par exocytose de l'acétylcholine. L'acétylcholine diffuse dans l'espace synaptique et se lie à des récepteurs spécifiques du sarcolemme. Comme toute membrane, le

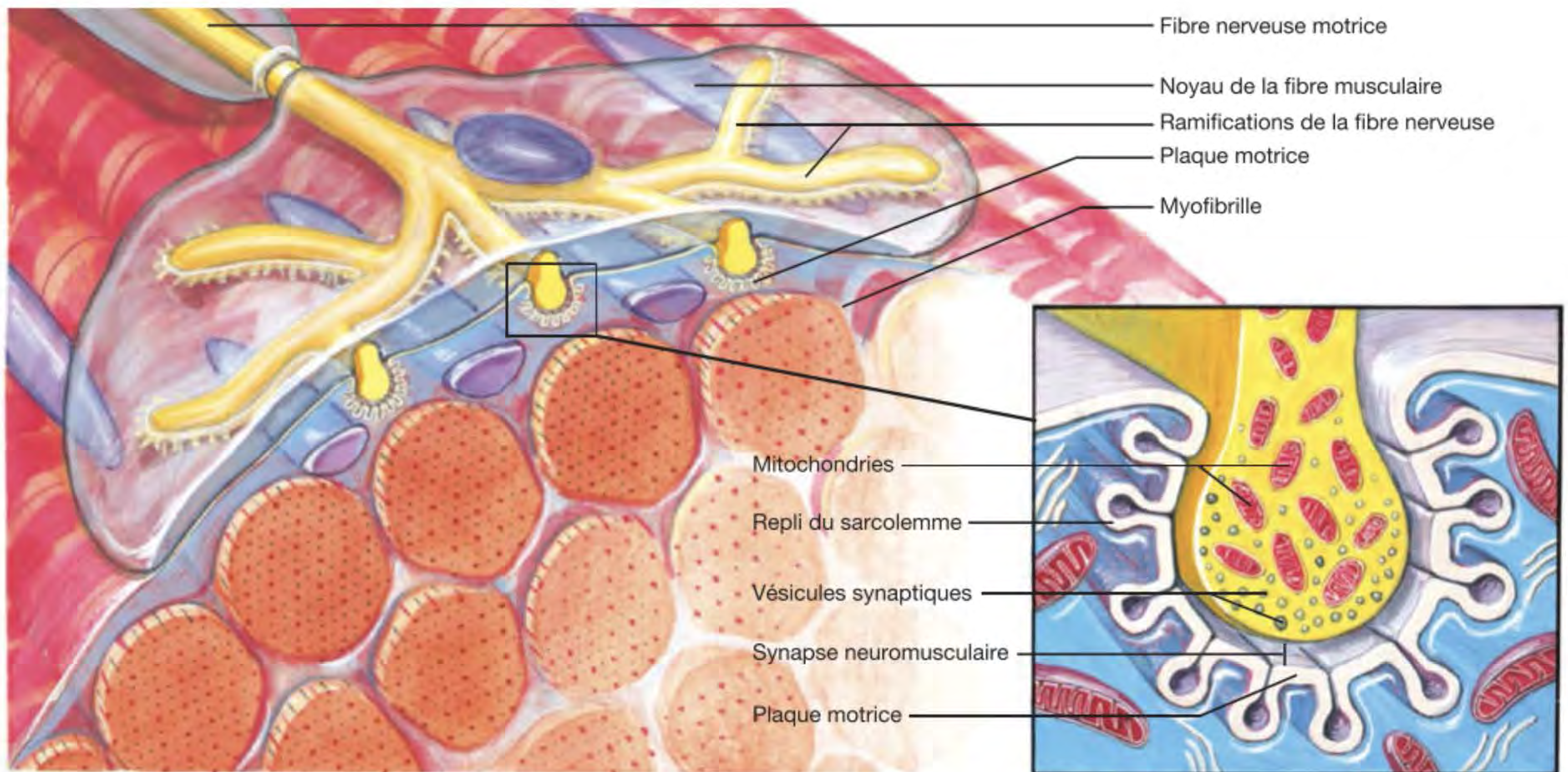



**FIGURE 23.27**

**Unité motrice nerf-muscle.** Une unité motrice est composée d'une fibre nerveuse motrice et de toutes les fibres musculaires qu'elle innerve. Une jonction neuromusculaire ou synapse est le site de rencontre de la fibre nerveuse et de la fibre musculaire.

sarcolemme est électriquement polarisé (potentiel de repos N. d. T.), positif à l'extérieur, négatif sur sa face interne. L'interaction de l'acétylcholine avec son récepteur provoque une redistribution des charges de part et d'autre du sarcolemme (le récepteur de l'acétylcholine est un récepteur-canal ionique ou canal ionique chimiodépendant N. d. T.), avec inversion de la polarité sous la forme d'un potentiel d'action. Le potentiel d'action progresse de proche en proche dans la fibre musculaire, par la voie du sarcolemme et des tubules transverses. Les tubules transverses sont en contact avec le réticulum endoplasmique ou réticulum sarcoplasmique (*voir Figure 2.15*). Le potentiel d'action provoque la décharge du calcium qu'il renferme, lequel diffuse dans le cytoplasme. Le calcium se lie à une protéine régulatrice, la troponine, associée à une autre protéine, la tropomyosine. La liaison du calcium avec la troponine déplace la tropomyosine et démasque les sites d'interaction de l'actine avec les têtes de myosine (Figure 23.28). Les ponts entre actine et myosine s'établissent, le glissement des filaments d'actine et la contraction proprement dite se déroulent.

La relaxation (relâchement) fait suite à la contraction. Durant la relaxation, un système de transport actif pompe le calcium dans le réticulum sarcoplasmique où il est mis en réserve. Ainsi, par le biais des impulsions nerveuses qui atteignent le réticulum sarcoplasmique, le système nerveux contrôle les niveaux de calcium à l'intérieur du muscle squelettique et, par là même, la contraction.

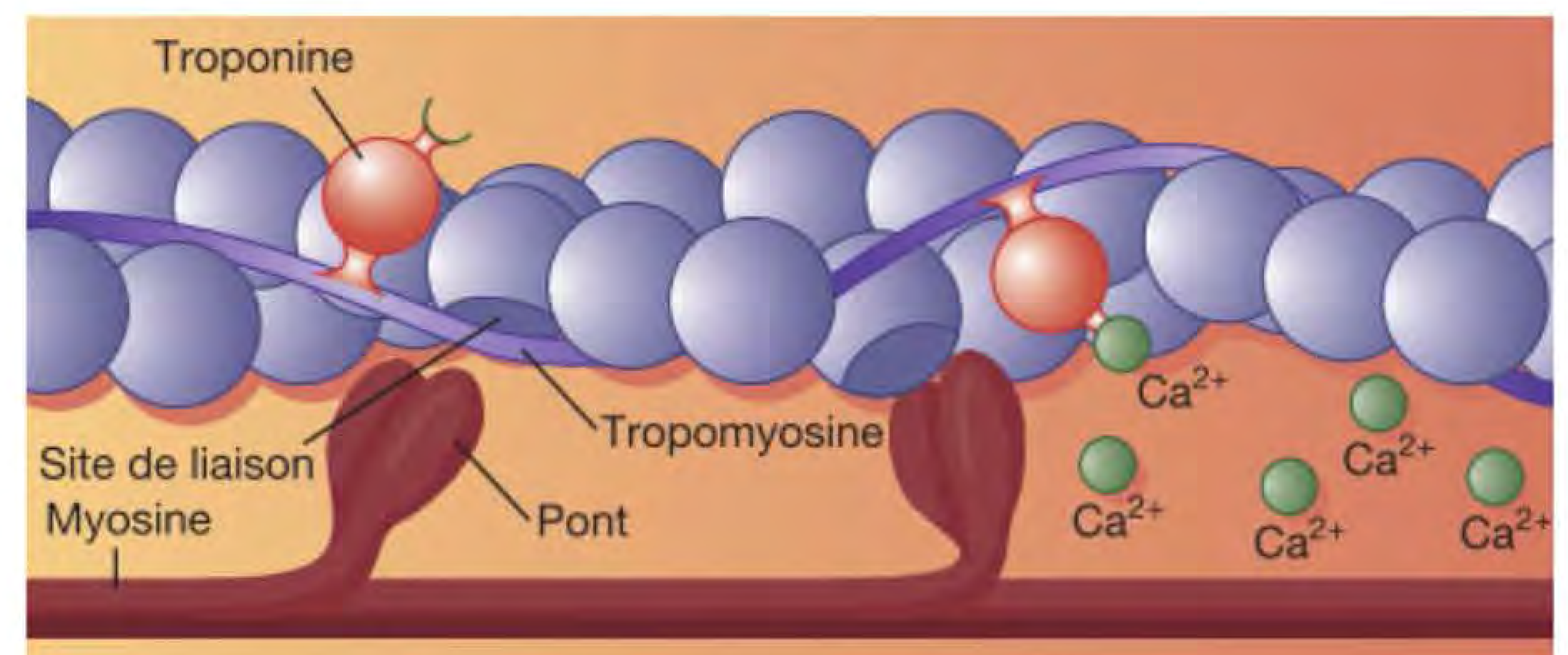



**FIGURE 23.28**

**Modèle des changements induits par le calcium de la troponine qui permettent l'établissement des ponts entre l'actine et la myosine.** La fixation du $Ca^{2+}$ sur la troponine déplace le complexe troponine-tropomyosine et démasque les sites d'interaction de l'actine avec la myosine. Les ponts de myosine s'attachent à l'actine et exercent leur force motrice.


**Animation** Contraction du sarcomère


**Animation** Rupture de l'ATP et mouvement des ponts

## Synthèse de la section 23.3

Il y a trois types de mouvement non musculaire. Le mouvement amoeboïde, comme celui des amibes, est assuré par des pseudopodes dont la formation résulte de la transformation en ectoplasme gélifié d'un flux d'endoplasme liquide qui s'écoule vers l'avant. Dans le mouvement ciliaire, le déplacement dépend de cils qui battent de façon coordonnée dans une direction donnée. Les flagelles sont plus longs que les cils et leur action, également coordonnée, provoque le mouvement. Les différents types de systèmes musculaires des invertébrés sont impliqués dans la locomotion pédale, les mouvements en boucle, les mouvements du système aquifère des échinodermes, la marche, le vol et le saut. Le mouvement, qui a pour support le système musculaire, repose sur la contraction des muscles qui résulte du glissement des myofilaments à l'intérieur des myofibrilles. Il met en jeu la myosine, protéine motrice, qui établit des ponts transversaux avec les filaments d'actine. Le mécanisme de raccourcissement est contrôlé par le calcium déchargé par le réticulum sarcoplasmique. Les ions calcium se lient à la troponine, rendant ainsi les sites d'interaction de l'actine pour la myosine disponibles. Enfin, il existe trois types de tissu musculaire trouvés chez les animaux : strié, lisse et cardiaque.

***Le sarin, gaz neurotoxique, inhibe l'enzyme acétylcholinestérase, qui hydrolyse et inactive l'acétylcholine. Tenant compte de cette information, quels peuvent être les effets de ce gaz sur le fonctionnement des muscles de l'homme ?***

# Résumé

**23.1 Protection : Systèmes tégumentaires**

Le système tégumentaire est le revêtement externe d'un animal. Il protège principalement contre les agressions mécaniques et l'invasion par les microorganismes.

Certains protozoaires ont pour revêtement leur seule membrane plasmique. D'autres ont un épais manteau protéique, appelé pellicule, qui double la membrane plasmique. La plupart des invertébrés ont un tégument qui consiste en une couche simple de cellules épithéliales columnaires formant l'épiderme. Des spécialisations à l'extérieur de cette couche peuvent être présentes sous la forme de cuticules ou de coquilles.

La peau est le tégument des vertébrés. Elle comprend deux couches principales : l'épiderme et le derme. La structure de la peau varie considérablement parmi les vertébrés. Les productions tégumentaires comprennent les écailles, les poils, les plumes, les griffes, les ongles et les fanons des baleines.

La peau des poissons agnathes (lamproies et myxines) est épaisse. La peau des poissons cartilagineux (requins) est pluristratifiée et renferme des écailles en forme de denticules.

La peau des poissons osseux (téléostéens) contient des écailles. La peau des amphibiens est stratifiée et renferme des glandes muqueuses et séreuses ainsi que des pigments. La peau épaisse des reptiles a des écailles kératinisées. La peau des oiseaux est fine, souple et supporte des plumes. La peau des mammifères est structurée en plusieurs couches de types cellulaires variés.

**23.2 Mouvement et support : Systèmes squelettiques**

Les animaux ont trois types de squelettes : squelettes hydrostatiques, exosquelettes et endosquelettes. Ces squelettes participent aux mouvements des animaux qui mettent en jeu des muscles qui travaillent en opposition (muscles antagonistes).

Le squelette hydrostatique comprend un cœur liquidien (eau ou fluide corporel comme le sang) entouré par une gaine tensio-résistante de muscles longitudinaux et/ou circulaires.

Les squelettes hydrostatiques sont présents chez les invertébrés, sous différentes formes, comme la cavité gastrovasculaire des acoelomates, le rhynchocoele des némertes, le pseudocoelome des aschelminthes, le cœlome des annélides ou l'hémocoele des mollusques.

Les exosquelettes rigides ont aussi des fonctions locomotrices parce qu'ils procurent des sites d'attachement pour les muscles et développent des forces opposées pour les mouvements des muscles. Les exosquelettes supportent aussi et protègent le corps, mais ce sont des fonctions secondaires. Chez les arthropodes, l'épiderme sécrète une cuticule épaisse et dure. Chez les crustacés (crabes, homards et crevettes) elle est imprégnée de cristaux de carbonate de calcium qui la rendent plus dure et inflexible sauf au niveau des articulations.

Les endosquelettes rigides sont enfermés dans les autres tissus du corps. Par exemple, les endosquelettes des éponges sont représentés par des spicules minéraux et ceux des échinodermes (étoiles de mer, oursins) par des plaques calcaires ou ossicules.

Les endosquelettes les plus familiers, cartilagineux et/ ou osseux, sont apparus chez les vertébrés. Ils consistent en deux types de tissus conjonctifs de soutien : cartilage et os. Le cartilage fournit des points d'attache pour les muscles, facilite le mouvement aux articulations et assure le soutien. L'os procure également des sites d'ancrage pour les muscles et transmet la force de la contraction musculaire d'une région du corps à une autre.

**23.3 Mouvement : Mouvement non musculaire et systèmes musculaires**

Le déplacement (locomotion) est caractéristique de certaines cellules, des protistes et des animaux. Le mouvement amoeboïde et le mouvement par cils et flagelles sont des exemples de locomotion qui n'impliquent pas les muscles.

Le tissu musculaire est le support de beaucoup de mouvements chez les invertébrés et les vertébrés. Les tissus musculaires appartiennent à trois types : lisse, cardiaque et squelettique. Le tissu musculaire a plusieurs propriétés : contractilité, excitabilité, extensibilité et élasticité.

L'unité fonctionnelle (contractile) d'une myofibrille est le sarcomère. Le système nerveux contrôle la contraction du muscle squelettique.

# Questions de révision sur les concepts

1. La plus petite unité d'une fibre musculaire qui soit capable de se contracter est
   a. La bande A.
   b. La bande I.
   c. La ligne M.
   d. Le sarcomère.
   e. La fibre musculaire.
2. Chez lesquels des animaux suivants trouve-t-on des cuticules associées au système tégumentaire ?
   a. Protozoaires
   b. Rotifères
   c. *Hydra*
   d. Douves
   e. Ténias
3. Quelle peau de la liste suivante a des denticules ?
   a. La peau des poissons agnathes
   b. La peau des poissons cartilagineux
   c. La peau des poissons osseux
   d. La peau des amphibiens
   e. La peau des reptiles
4. Le (s)quel(s) est/sont un/des caractère(s) notable(s) de la peau des mammifères ?
   a. La présence de poils
   b. Une plus grande variété de glandes épidermiques que chez les autres classes de vertébrés
   c. Un épiderme hautement stratifié et kératinisé

d. Un derme plusieurs fois plus épais que l'épiderme
e. Tous ces caractères sont notables

5. Lesquels parmi les animaux suivants ont un squelette hydrostatique ?
a. Arthropodes
b. Crabes
c. Homards
d. Crevettes
e. Un ver de terre

## Questions d'analyse et d'application

1. Comment la structure de la peau est-elle en relation avec ses fonctions de protection, de contrôle de la température, d'élimination des déchets, de conservation de l'eau, de protection contre les radiations, de production de vitamines et de réceptivité à l'environnement ?
2. En quoi l'épiderme d'un invertébré diffère-t-il de celui d'un vertébré ?
3. Donnez un exemple d'animal pourvu d'un des trois types de squelette (hydro, exo et Endosquelette) et expliquez comment les contractions de ses muscles entraînent la locomotion.
4. Vous travaillez sur le design d'un véhicule spatial qui doit être utilisé sur une planète où la force gravitationnelle est plus grande que sur la terre. Vous avez le choix entre un squelette hydrostatique et un exosquelette pour ce véhicule. À partir de ce que vous avez appris dans ce chapitre, lequel des deux prendrez-vous et pourquoi ?



# 24

# Communication I : systèmes nerveux et sensoriel

Les deux formes de communication qui, chez un animal, intègrent les fonctions pour assurer l'homéostasie sont : (1) les neurones, qui transmettent des signaux électriques qui apportent une information ou initient une réponse rapide dans un tissu donné ; et (2) les hormones, signaux chimiques à action plus lente, qui initient une réponse plus large et prolongée, souvent au niveau de plusieurs tissus. Ce chapitre est focalisé sur la fonction du neurone, l'organisation anatomique et l'évolution du système nerveux des animaux, et les voies par lesquelles les sens collectent les informations et les transmettent par les nerfs au système nerveux central. Pour compléter l'étude de la communication, le chapitre 25 présente les modalités d'intervention des hormones et la façon dont elles affectent les changements à long terme dans le corps de l'animal.

## Plan du chapitre



## 24.1 Neurones : les unités fonctionnelles de base du système nerveux

### Compétence à acquérir

1. Caractériser les subdivisions du système nerveux des vertébrés.

L'unité fonctionnelle du système nerveux est le **neurone** (Gr. « nerf »), une cellule hautement spécialisée. Les neurones sont spécialisés pour produire des signaux qui peuvent être transmis sur de courtes ou de longues distances, et mettre en communication une partie du corps avec une autre. Les neurones ont deux propriétés importantes : (1) excitabilité, c'est-à-dire capacité à répondre à des stimuli ; et (2) conductibilité ou capacité à conduire un signal.

Les trois types fonctionnels de neurones sont les neurones sensitifs, les interneurones et les neurones moteurs. Les **neurones sensitifs (récepteurs** ou **afférents)** agissent soit, eux-mêmes, comme des récepteurs de stimuli ou sont activés par des récepteurs (Figure 24.1*a*). Des changements dans les environnements interne ou externe stimulent les neurones sensitifs, qui répondent en envoyant des signaux vers les centres intégrateurs majeurs localisés dans le cerveau où les informations sont traitées. Les **interneurones** (Figure 24.1*c*) reçoivent des signaux des neurones sensitifs et les transmettent aux neurones moteurs. Les interneurones sont entièrement localisés à l'intérieur du système nerveux central. Les **neurones moteurs (effecteurs** ou **efférents)** (Figure 24.1*b*) transmettent l'information traitée via un signal aux organes effecteurs, les muscles par exemple, entraînant leur contraction, ou les glandes, induisant leur sécrétion. La Figure 24.2 résume le flux d'information dans le système nerveux.



**Video**
**Faire des cellules du cerveau**

### Structure du neurone : la clef pour fonctionner

La plupart des neurones sont organisés en trois parties principales : un corps cellulaire, des dendrites et un axone (*voir Figure 24.1*). Le **corps cellulaire** renferme un noyau, central et de grande taille. Le neurone moteur de la Figure 24.1*b* a de nombreuses ramifications, courtes et fines appelées **dendrites** (Gr. *dendron*, arbre), qui sont des extensions du corps

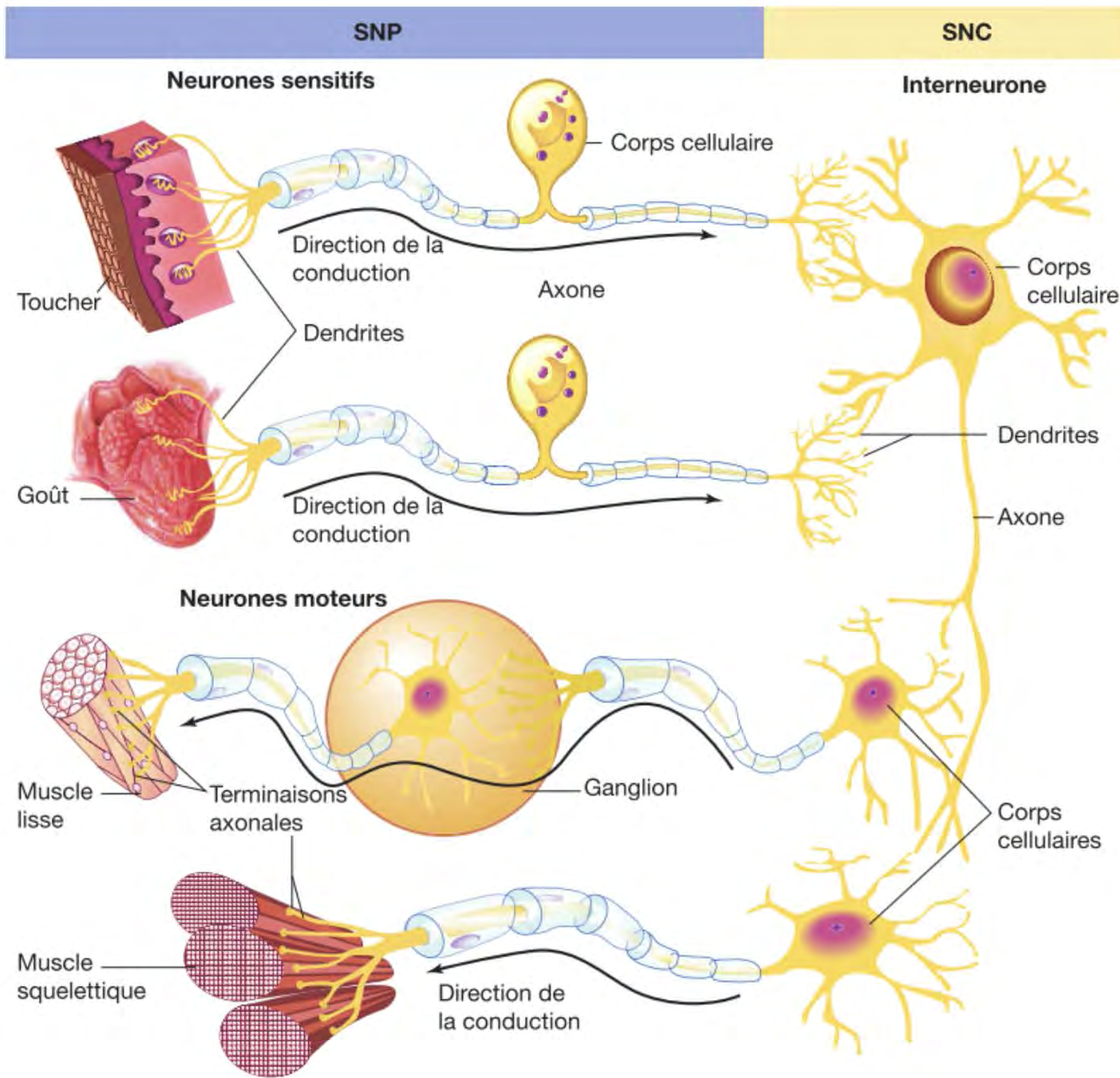



**FIGURE 24.1**

**Types de neurones de vertébrés.** Le cerveau et la moelle épinière forment le système nerveux central (SNC) des vertébrés ; les neurones sensitifs (sensoriels) et moteurs sont les composantes du système nerveux périphérique (SNP). Les neurones sensitifs apportent l'information de l'environnement vers le SNC. A l'intérieur du SNC, les interneurones font les liens entre neurones sensitifs et neurones moteurs. Les neurones moteurs du système nerveux périphérique transmettent les impulsions ou « commandes » aux muscles et aux glandes (effecteurs) du vertébré.

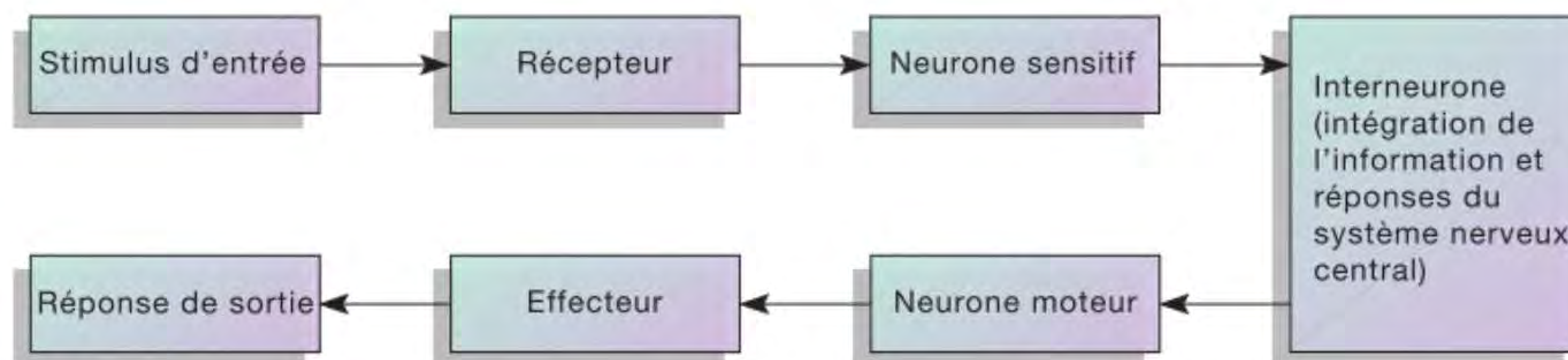



**FIGURE 24.2**

**Voie générale du flux d'information à l'intérieur du système nerveux.** Un stimulus d'entrée initie des impulsions dans une structure sensorielle donnée (récepteur) ; celles-ci sont transférées aux interneurones par les neurones sensitifs. Après la sélection de la réponse, des impulsions nerveuses sont générées et transférées le long des neurones moteurs vers un effecteur (un muscle ou une glande) qui fournit la réponse de sortie appropriée.

cellulaire et conduisent les signaux vers celui-ci. L'**axone** est un processus relativement long, cylindrique qui conduit les signaux (information) loin du corps cellulaire.

Les neurones des hydres et des anémones de mer ont un axone nu, c'est-à-dire non entouré d'une gaine. Chez les autres invertébrés et tous les vertébrés, la plupart des neurones ont des axones engainés. Chez les vertébrés, cette gaine est de nature lipidique et porte le nom de gaine de **myéline**. Au niveau de certains neurones, la gaine de myéline est entourée d'une gaine de Schwann formée par les cellules de Schwann encore appelées **neurolemmocytes**. Les

gaines qui entourent les axones des neurones de vertébrés sont interrompues, à intervalles réguliers. Les interruptions, connues sous le nom de **nœuds de Ranvier**, sont actuellement dénommées **nœuds neurofibillaires**. Les neurolemmocytes sont aussi impliqués dans la régénération des neurones myélinisés endommagés.

Le système nerveux reçoit des informations (signaux d'entrée), les intègre et entraîne un changement (réponse de sortie) dans la physiologie de l'animal. Au niveau du neurone, les dendrites représentent le pôle récepteur, le corps cellulaire, la zone d'intégration et les extrémités de l'axone le pôle effecteur.

### Synthèse de la section 24.1

Le système nerveux des vertébrés est subdivisé en système nerveux central (SNC) et système nerveux périphérique (SNP). Par ailleurs, un neurone comprend un corps cellulaire, des dendrites qui réceptionnent l'information et un axone, long, qui transmet les signaux à d'autres neurones ou à d'autres effecteurs. Les neurones sont les supports des fonctions du système nerveux.

***Quelles sont les deux propriétés importantes des neurones ?***

## 24.2 Communication neuronale

### Compétences à acquérir

1. Identifier les ions impliqués dans la transmission de l'impulsion nerveuse et leurs concentrations à l'intérieur et à l'extérieur du neurone lorsque celui-ci est au repos.
2. Faire la distinction entre synapses électriques et chimiques.

Le langage (signal) d'un neurone est l'impulsion nerveuse (influx nerveux) ou potentiel d'action. La clef de sa mise en forme dépend des propriétés de la membrane plasmique. Des modifications de la perméabilité membranaire et les mouvements ioniques qu'elles provoquent sont à l'origine de l'impulsion nerveuse qui se propage des dendrites au corps cellulaire puis le long de l'axone de chaque neurone.

### Potentiel membranaire de repos

Un neurone au repos ne conduit pas d'impulsion nerveuse. La membrane plasmique d'un neurone au repos est polarisée : le fluide du côté interne de la membrane est chargé négativement, celui qui est situé du côté opposé est chargé positivement (Figure 24.3). La différence de charge électrique à n'importe quel point de la membrane dépend du nombre relatif d'ions positifs et négatifs dans les fluides des deux côtés et de la perméabilité de la membrane à ces ions. Cette différence représente le **potentiel membranaire de repos**. Toutes les cellules ont un tel potentiel de repos, mais les neurones et les cellules musculaires sont spécialisés pour le transmettre et le recycler rapidement.

Le potentiel de repos s'exprime en millivolts (mV). Le millivolt est le 1/1 000 de volt. Normalement, il est de –70 mV, en raison de l'inégale distribution des différents ions. Les ions sodium ($Na^+$) sont plus concentrés à l'extérieur de la membrane ; les ions potassium ($K^+$) et les ions protéiques chargés négativement sont plus concentrés à l'intérieur.

Les ions $Na^+$ et $K^+$ diffusent constamment à travers la membrane plasmique en empruntant la voie de canaux ioniques et selon leur gradient de concentration, des régions où ils sont les plus concentrés vers celles où ils le sont moins. (Les énormes ions protéiques restent à l'intérieur du neurone ; la membrane plasmique leur est imperméable). En dépit de ces mouvements, les concentrations respectives de ces deux ions restent constantes suite à l'intervention de la **pompe ATPase sodium-potassium,** actionnée par l'hydrolyse de l'ATP (Figure 24.4). La pompe assure le transport actif simultané du sodium vers l'extérieur et du potassium vers l'intérieur du neurone. Parce qu'elle échange trois ions $Na^+$ contre deux ions $K^+$, la pompe est électrogène et participe à l'établissement et au maintien du potentiel de repos. La perméabilité de la membrane aux ions $Na^+$ et $K^+$ n'est pas la même. Les ions $K^+$ diffusent plus facilement vers l'extérieur que les ions $Na^+$ vers l'intérieur et contribuent donc également au potentiel de –70 mV.


**Animation**
**Comment fonctionne la pompe sodium-potassium**

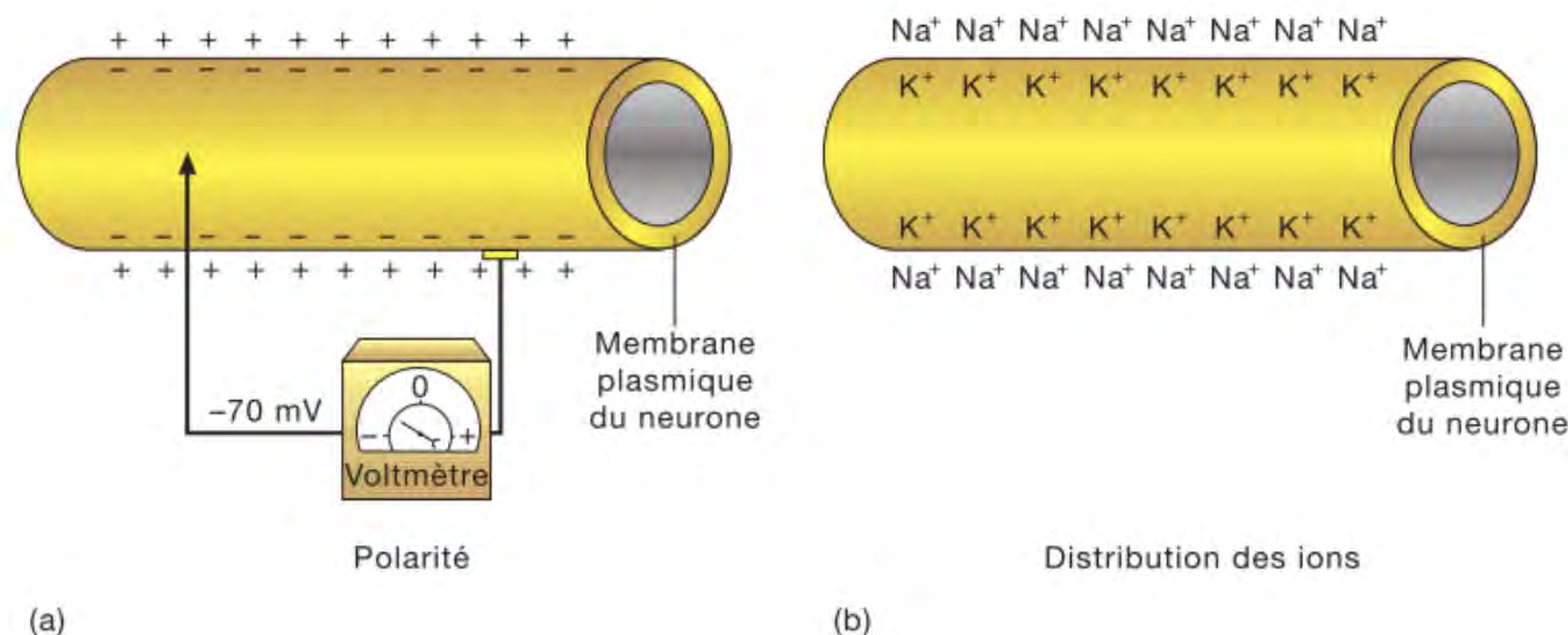



**FIGURE 24.3**

**Potentiel de membrane de repos.** (*a*) Un voltmètre mesure la différence de potentiel électrique entre deux électrodes. Quand une électrode est placée à l'intérieur d'un neurone au repos, et une placée à l'extérieur, le potentiel électrique enregistré est de –70 mV. (*b*) Dans un neurone au repos, le sodium est plus concentré à l'extérieur de la cellule et le potassium est plus concentré à l'intérieur de la cellule. Un neurone dans cette condition de repos est dit polarisé.

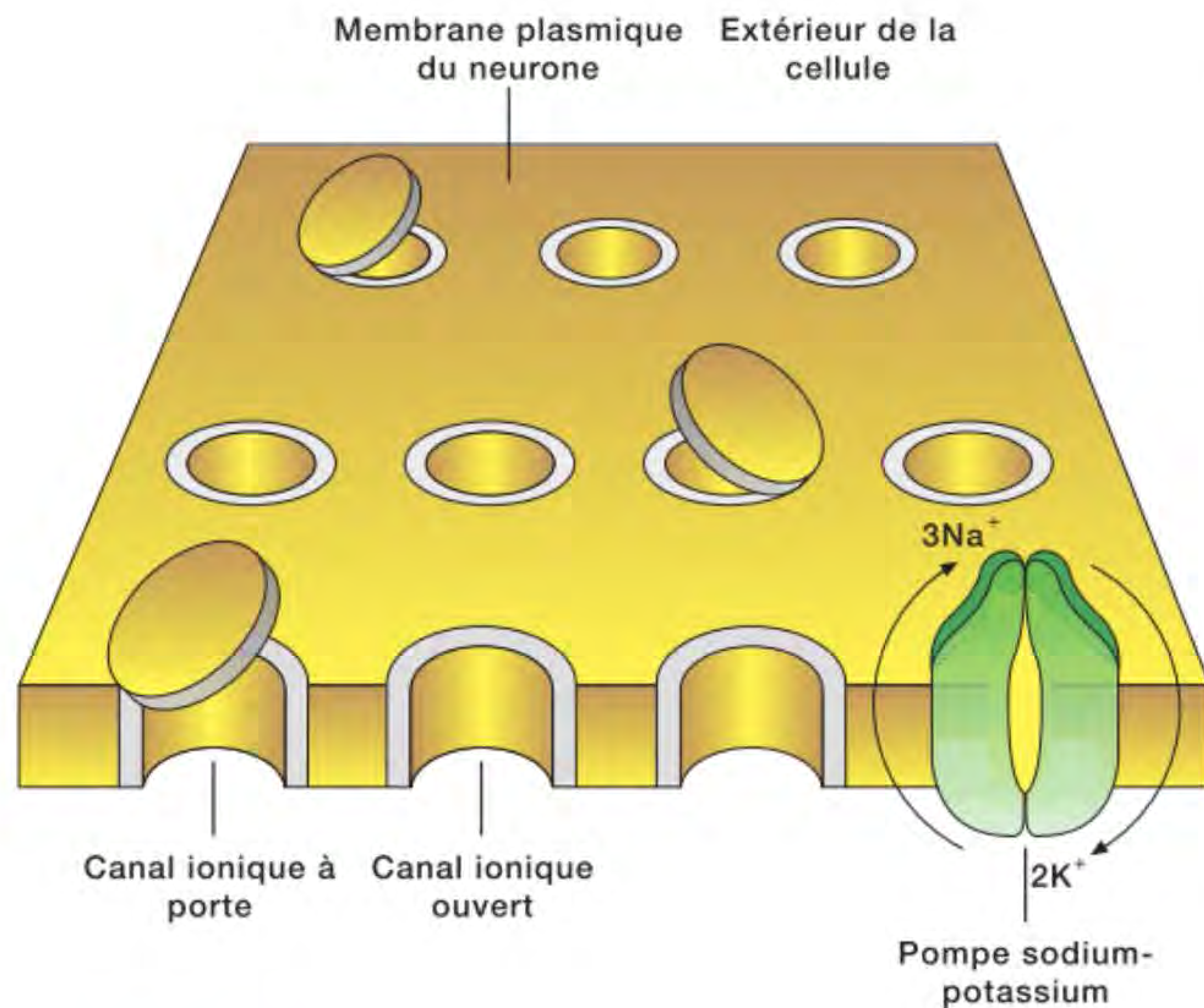



**FIGURE 24.4**

**Canaux ioniques et pompe sodium-potassium.** Ces mécanismes maintiennent un équilibre entre les ions sodium et potassium des deux côtés de la membrane et créent un potentiel de membrane. Certains canaux sont ouverts en permanence, d'autres s'ouvrent ou se ferment en fonction de la position de la porte, région de la protéine – canal qui change de forme et libère l'ouverture ou la bloque. Ouverture ou fermeture dépend du potentiel de membrane. De tels canaux sont dits régulés par le voltage ou voltage-dépendants. Certains de ces canaux membranaires sont spécifiques des ions sodium, d'autres sont spécifiques des ions potassium.

## Potentiels gradués

Les changements transitoires du potentiel de membrane à partir de son potentiel de repos produisent des signaux électriques. Ces signaux se présentent sous deux formes : potentiels gradués et potentiels d'action. Les premiers sont importants sur de courtes distances, les potentiels d'action sont les signaux transmis sur de longues distances par les membranes des nerfs et des muscles.

Les **potentiels gradués** sont des changements du potentiel membranaire confinés à des régions relativement limitées de la membrane plasmique. Ils sont ainsi appelés, car leur amplitude est variable. Ils sont généralement produits par des modifications spécifiques de l'environnement cellulaire agissant sur une région spécialisée de la membrane.

## Mécanisme de l'activation neuronale : Changement du potentiel de repos en potentiel d'action (impulsion nerveuse, signal nerveux)

Le changement du potentiel électrique de repos de la membrane est le facteur clef de la création et de la conduction du signal nerveux. Un stimulus d'intensité suffisamment forte pour initier un signal est appelé stimulus seuil ou stimulus d'intensité seuil. Quand un tel stimulus est appliqué à un point de la membrane au repos, la perméabilité au sodium augmente à ce niveau. L'entrée des ions $Na^+$ modifie le potentiel de membrane qui passe de –70 mV à 0. Cette perte de polarité membranaire porte le nom de **dépolarisation** (Figure 24.5). Quand la dépolarisation atteint un certain niveau, des canaux sodiques spéciaux (canaux à porte-voltage-dépendants) s'ouvrent rapidement entraînant un influx plus important d'ions $Na^+$. Peu après, ces canaux se ferment, mais des canaux $K^+$ voltage-dépendants s'ouvrent et les ions potassium diffusent rapidement à l'extérieur. Le mouvement des ions potassium rétablit la charge positive à l'extérieur de la membrane et celle-ci **se repolarise**. Cette succession de changements membranaires se reproduit dans la région adjacente de la membrane et une vague de dépolarisation se propage ainsi le long de l'axone. La dépolarisation qui se propage est le signal électrique ou **potentiel d'action**. En d'autres termes, la transmission d'un potentiel d'action le long de la membrane plasmique du neurone est une vague de dépolarisation et repolarisation.

Le passage d'un potentiel d'action est suivi d'un intervalle de temps pendant lequel la création d'un nouveau signal est difficile, car la membrane est devenue hyperpolarisée (plus négative que –70 mV) suite à la sortie importante des ions $K^+$. Cette période brève est appelée **période réfractaire** ou **hyperpolarisation**. Le potentiel de repos est ensuite restauré et le neurone est prêt à transmettre un nouveau signal.

Un stimulus seuil est nécessaire pour initier un potentiel d'action, mais une augmentation de l'intensité du stimulus ne retentit pas sur l'amplitude du signal. Celle-ci est d'emblée maximale. Le neurone répond à la **loi du tout-ou-rien**.

Accroître le diamètre d'un axone et/ou l'entourer d'une gaine de myéline augmente la vitesse de propagation du signal. Les axones de grand diamètre conduisent les signaux plus rapidement que ceux de petit diamètre. Les axones de grand diamètre (axones géants N. d. T.) sont communs chez les invertébrés (écrevisses, vers de terre). Les plus grands sont ceux du calmar (*Loligo*) qui ont un diamètre de plus de 1 mm et qui conduisent à une vitesse supérieure à 36 m/seconde ! (Les axones géants de calmar sont à la base des réactions rapides de fuite des calmars face à leurs prédateurs. Un seul potentiel d'action entraîne la contraction maximale des muscles du manteau. La contraction du manteau expulse un jet d'eau qui éloigne brusquement le calmar. La majorité des axones de vertébrés a un diamètre de moins de 10 microns ; toutefois, certains poissons et amphibiens renferment des axones amyélinisés de 50 microns de diamètre. Ils naissent et se prolongent dans le cerveau, descendent la moelle épinière et activent les muscles squelettiques impliqués dans les réactions de fuite.

Indépendamment du diamètre de l'axone, la gaine de myéline augmente considérablement la vitesse de conduction. Cela tient à ce que la myéline est un excellent isolant et empêche les mouvements d'ions là où elle est présente. Les potentiels d'action sont donc uniquement générés au niveau des nœuds neurofibrillaires. Le potentiel d'action saute donc d'un nœud à un autre. La conduction le long des fibres myélinisées est, pour cette raison, qualifiée de **conduction saltatoire** (L. *saltare*, sauter). Il faut moins de temps à un signal pour sauter d'un nœud à un autre le long d'une fibre myélinisée que de se propager de proche en proche le long d'une fibre qui ne l'est pas. La myélinisation assure donc une conduction rapide dans les petits neurones et est un atout majeur dans l'évolution des systèmes nerveux, limités par l'espace qu'ils peuvent occuper à l'intérieur de l'animal.


**Animation** Signal nerveux


**Animation** Propagation du potentiel d'action

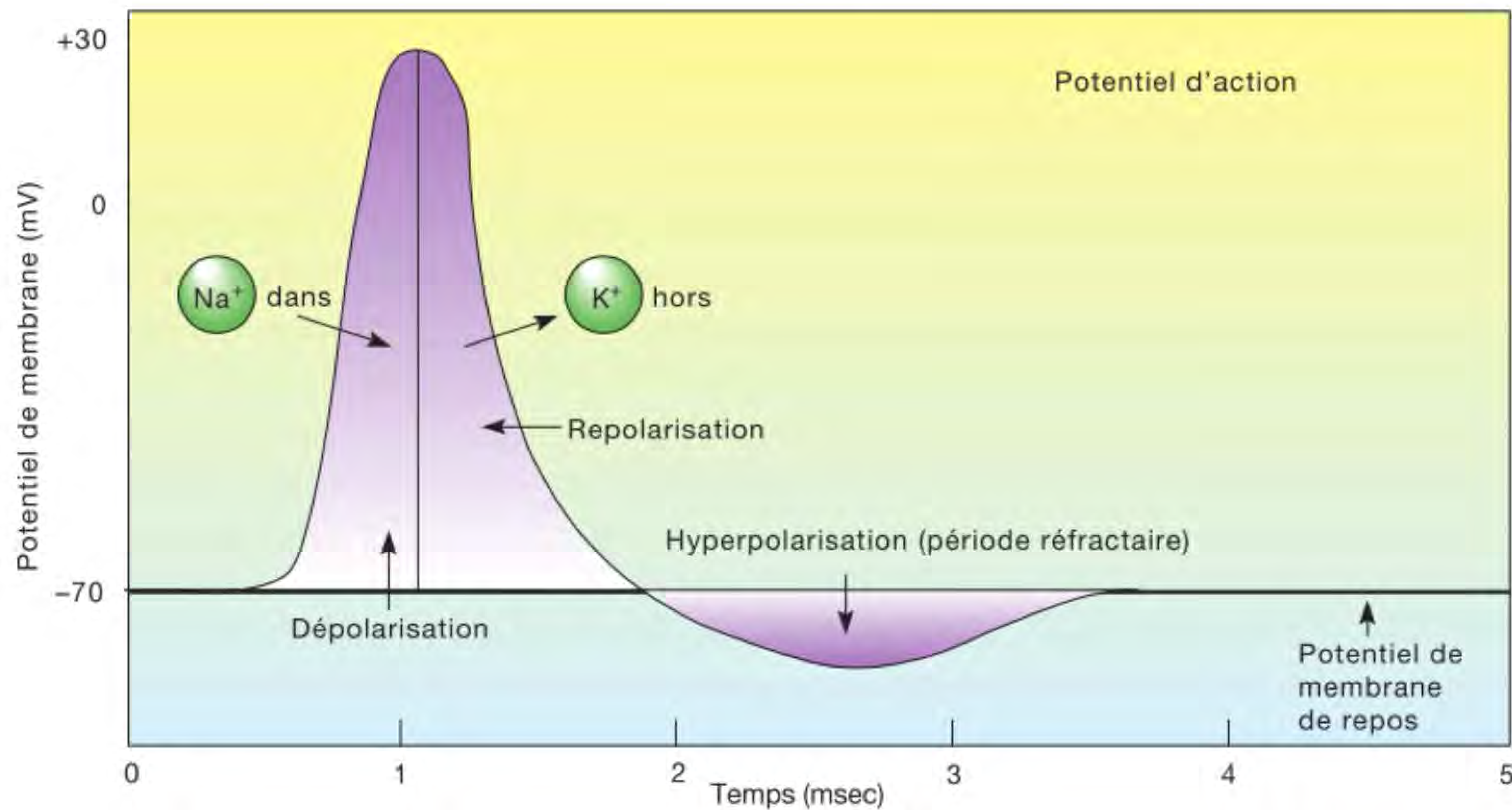



**FIGURE 24.5**

**Potentiel d'action enregistré sur un oscilloscope.** Durant la phase de dépolarisation du potentiel d'action, les ions sodium ($Na^+$) s'engouffrent à l'intérieur d'un neurone. La phase de repolarisation est caractérisée par une augmentation rapide de la concentration en ions $K^+$ à l'extérieur du neurone. Le potentiel d'action est également appelé la « spike » en raison du tracé en pointe visible sur l'écran.

## Transmission du potentiel d'action entre les cellules

Le potentiel d'action, conduit le long de l'axone, atteint l'arborisation terminale et l'extrémité d'une ramification renflée en un **bouton terminal**. La **synapse** (Gr. *synapsis*, connexion) est la jonction entre l'axone d'un neurone et la dendrite d'un autre neurone ou d'une cellule effectrice. L'espace entre le bouton terminal et la dendrite du neurone suivant est la **fente synaptique**. Le neurone qui conduit le potentiel d'action est le neurone présynaptique. Il initie la réponse au niveau du pôle récepteur du neurone postsynaptique. La cellule présynaptique est toujours un neurone, mais l'élément postsynaptique peut être un neurone, une cellule musculaire ou une cellule glandulaire.

Les synapses peuvent être électriques ou chimiques. Dans une **synapse électrique**, les signaux électriques sont transmis directement par le déplacement des ions positifs d'un neurone à un autre. Ces ions dépolarisent la membrane postsynaptique ; les deux neurones sont couplés électriquement. Une synapse électrique peut rapidement transmettre les signaux dans les deux directions. De telles synapses sont fréquentes chez les poissons et rendent partiellement compte de leur capacité à s'esquiver rapidement face à un prédateur menaçant.

Dans une **synapse chimique**, les deux cellules communiquent par l'intermédiaire d'un agent chimique appelé **neurotransmetteur**, libéré par le neurone présynaptique. Le neurotransmetteur modifie la perméabilité de la membrane plasmique du segment réceptif de la cellule postsynaptique, créant un potentiel d'action qui se propage.


Animation Synapses chimiques


Video Synapses

Quand le signal atteint le bouton terminal, il provoque la fusion des vésicules synaptiques (qui contiennent le neurotransmetteur) avec la membrane plasmique. Les vésicules libèrent le neurotransmetteur, par exocytose, dans la fente synaptique (Figure 24.6). Un neurotransmetteur commun est l'**acétylcholine** ; un autre est la **norépinéphrine** (ou noradrénaline). (Plus de 50 autres neurotransmetteurs sont connus).

Le neurotransmetteur libéré (l'acétylcholine par exemple) se lie aux sites protéiques récepteurs de la membrane postsynaptique induisant une dépolarisation similaire à celle de la cellule présynaptique. Le signal se propage et poursuit sa voie vers un effecteur éventuel. Une enzyme, l'acétylcholinestréase, inactive rapidement l'acétylcholine après qu'elle se soit fixée aux récepteurs. Sans cette inactivation, la stimulation activerait continuellement la cellule postsynaptique, conduisant à un dysfonctionnement pathologique.

### Synthèse de la section 24.2

Les neurones maintiennent une forte concentration en sodium à l'extérieur de la cellule et une forte concentration en potassium à l'intérieur. La diffusion du potassium vers l'extérieur est à l'origine du potentiel membranaire de repos d'environ −70 mV. L'ouverture de canaux voltage-dépendants peut dépolariser ou hyperpolariser la membrane causant un potentiel gradué. Les potentiels d'action sont déclenchés quand le potentiel membranaire dépasse une valeur seuil. Les canaux sodium à porte (voltage-dépendants) s'ouvrent et la dépolarisation intervient. Les synapses électriques reposent sur des connexions cytoplasmiques directes entre deux neurones ; au niveau des synapses chimiques, la communication se fait par l'intermédiaire de composés chimiques qui sont libérés dans la fente synaptique qui sépare deux neurones.

***Comment des ions positifs peuvent-ils à eux seuls entraîner la dépolarisation et la repolarisation de la membrane neuronale durant un potentiel d'action ?***

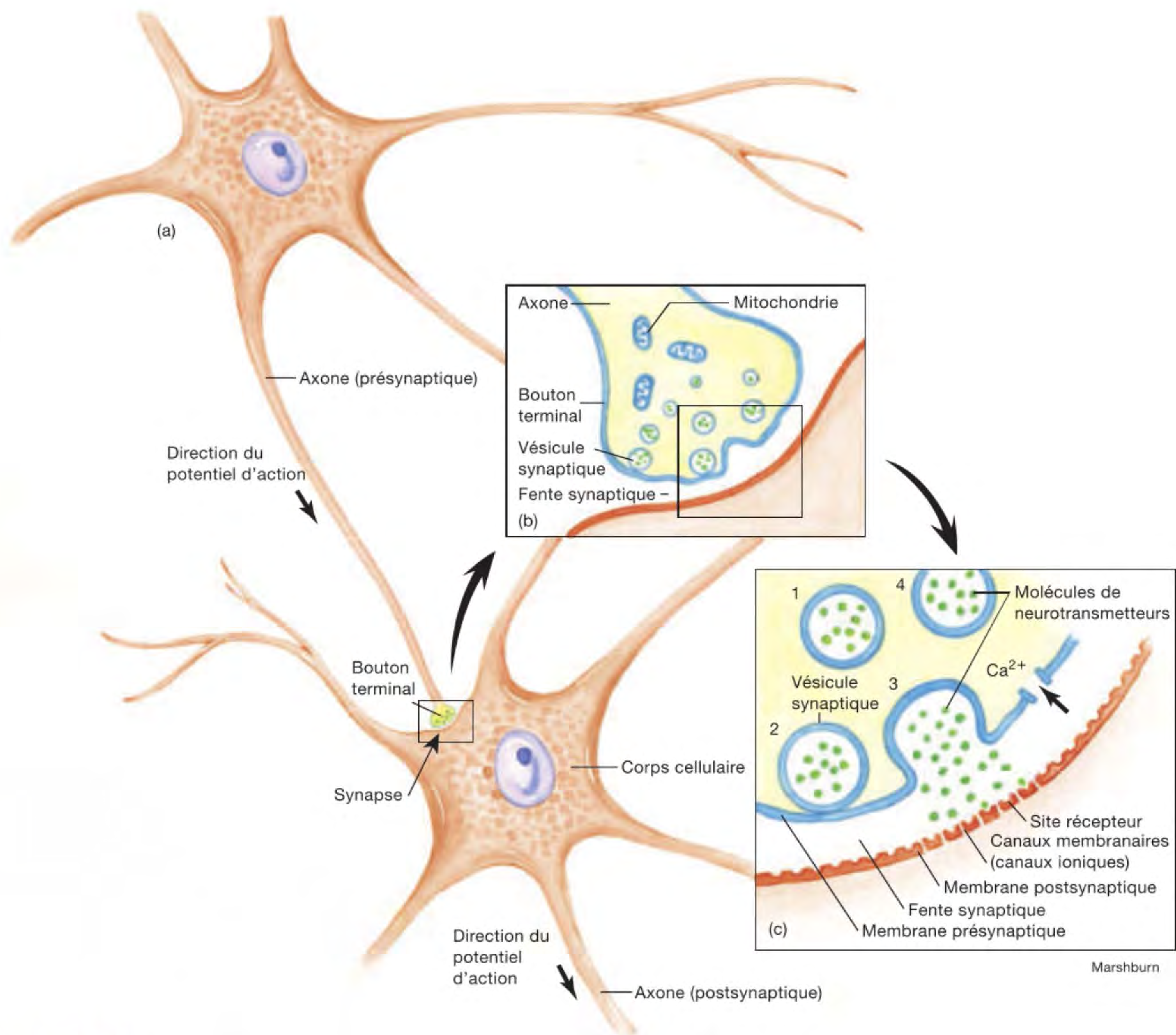



**FIGURE 24.6**

**Transmission chimique à travers une synapse.** (*a*) Neurones pré- et postsynaptiques avec bouton terminal synaptique. (*b*) Vue agrandie du bouton terminal contenant les vésicules synaptiques. (*c*) Agrandissement de la portion de bouton terminal montrant l'exocytose. La séquence d'évènements conduisant à la libération du neurotransmetteur est la suivante : (1) une vésicule synaptique renfermant le neurotransmetteur vient au contact de la membrane plasmique ; (2) suite à une entrée d'ions calcium, elle fusionne avec la membrane ; (3) exocytose du contenu de la vésicule ; (4) la vésicule se reforme et se remplit de molécules de neurotransmetteur.

## 24.3 Systèmes nerveux des invertébrés

### Compétence à acquérir

1. Analyser les cinq tendances évolutives du développement du système nerveux des invertébrés.

Toutes les cellules répondent à certains stimuli et relaient l'information interne et externe. Ainsi, même si un véritable système nerveux n'est pas présent, comme chez les protozoaires et les éponges, des réactions coordonnées en réponse à des stimuli externes ou internes sont mises en jeu. Par exemple, le battement régulier des cils des protozoaires (*voir Figure 23.16*) ou la réponse des flagellés à des variations de l'intensité lumineuse requiert une coordination intracellulaire. Seuls les animaux qui ont une organisation qui atteint le niveau tissulaire (donc les animaux diblastiques et triblastiques) ont un véritable système nerveux. Cela exclut clairement les protozoaires et les spongiaires.

Parmi les animaux plus complexes que les éponges, cinq tendances générales ont marqué l'évolution du système nerveux. Les animaux les plus complexes ont les systèmes nerveux les plus sophistiqués.

De tous les animaux, les cnidaires (hydres, méduses et anémones de mer) ont l'organisation nerveuse la plus simple. Ces animaux ont

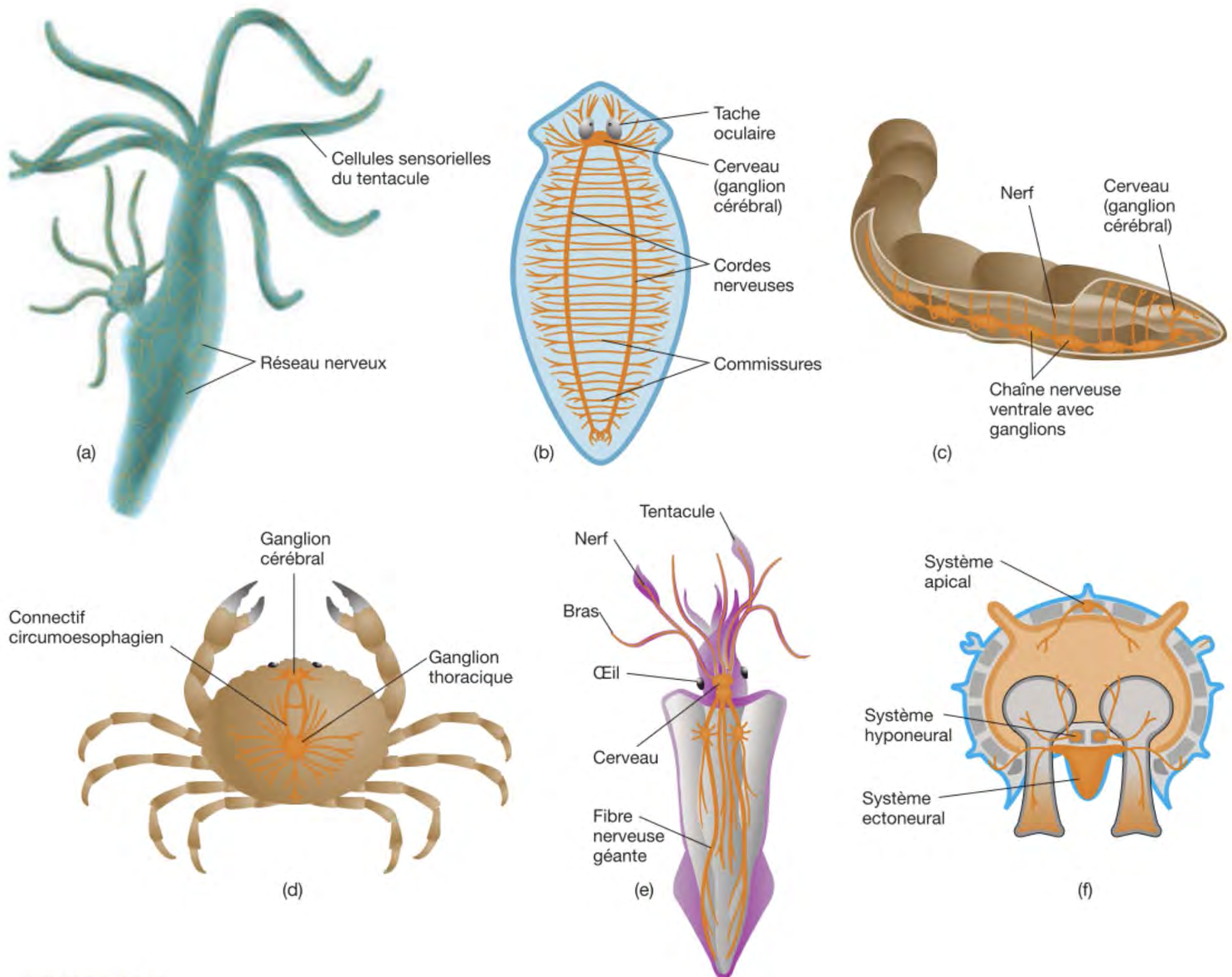



**FIGURE 24.7**

**Quelques systèmes nerveux d'invertébrés.** (*a*) Le réseau nerveux de *Hydra*, un cnidaire, représente l'organisation neurale la plus simple. (*b*) Cerveau et cordes nerveuses paires d'une planaire (plathelminthe). C'est le premier système nerveux différencié en système nerveux central et système nerveux périphérique. (*c*) Cerveau, chaîne nerveuse ventrale, ganglions et nerfs périphériques d'un annélide, le ver de terre. (*d*) Un crustacé avec les ganglions principaux et le connectif viscéral. Les crustacés les plus primitifs ont un système nerveux comparable à celui des plathelminthes, tandis que certains céphalopodes (*e*) comme le calmar ont un cerveau et un comportement aussi complexes que ceux des poissons. (*f*) Coupe transversale dans le bras d'une étoile de mer. Les systèmes ecto et hyponeuraux ne sont pas en contact.

un **réseau nerveux**, un treillis qui conduit les signaux nerveux d'une région à une autre (Figure 24.7*a*). Dans les réseaux, la conduction des signaux par les neurones est bidirectionnelle. Les cnidaires n'ont pas de cerveau ni de regroupements locaux de neurones. Un stimulus nerveux n'importe où dans le corps initie un signal qui se répand à travers le réseau à toutes les régions du corps. Chez les méduses, ce type de système nerveux est à l'origine des mouvements de nage lents et le positionnement du corps. Au niveau cellulaire, le fonctionnement de leurs neurones est identique à ce qui a été décrit.

Les échinodermes (étoiles de mer, oursins, concombres de mer) ont aussi des réseaux nerveux, d'une certaine complexité toutefois. Par exemple, les étoiles de mer ont trois réseaux nerveux distincts. Le premier, qui se situe juste sous l'épiderme, est composé d'un anneau circumoral et de cinq jeux de cordes nerveuses courant dans les bras de l'animal. L'autre réseau dessert les muscles localisés entre les ossicules. Le troisième réseau est associé aux pieds ambulacraires. Ce degré de complexité est le support de la locomotion, permet une diversité de réflexes utiles et un certain degré de « coordination centrale ». Par exemple, quand une étoile de mer est retournée, elle retrouve par elle-même la position correcte.

Les animaux, comme les vers plats et ronds, qui se déplacent vers l'avant, ont les organes sensoriels concentrés dans la région du corps qui affronte le milieu en premier et qui est donc au contact des premiers stimuli environnementaux. Ainsi, la seconde tendance évolutive du système nerveux est la **céphalisation**, qui peut être définie comme la concentration des récepteurs et du tissu nerveux à l'extrémité antérieure du corps (dans une région qui porte le nom de tête ; la céphalisation c'est la mise en place d'une tête N. d. T.). Par exemple, le système nerveux d'un ver plat contient des **ganglions**, qui sont des regroupements de corps cellulaires dans la région tête. Ces ganglions

fonctionnent comme des « cerveaux » primitifs (Figure 24.7*b*). Des cordes nerveuses (ensembles des processus neuronaux, axones et dendrites) latérales et distinctes, disposées de chaque côté du corps transmettent les informations sensorielles de la périphérie vers les ganglions céphaliques et les signaux moteurs des ganglions céphaliques vers les muscles, permettant à l'animal de réagir aux stimuli de l'environnement.

La présence de ces cordes latérales montre que les vers plats expriment la troisième tendance évolutive, à savoir la symétrie bilatérale. L'acquisition de la symétrie bilatérale (corps divisé en deux moitiés gauche et droite grossièrement équivalentes par le plan de symétrie) s'est traduite par la disposition paire des neurones, des muscles, des structures sensorielles et des centres cervicaux. Cette disposition facilite les mouvements coordonnés, comme le grimper, la reptation, le vol et la marche.

Chez d'autres invertébrés, comme les crustacés, les vers segmentés et les arthropodes, l'organisation du système nerveux montre d'autres avancées. Chez ces invertébrés, les axones s'agencent en chaîne nerveuse et, en plus d'un petit cerveau centralisé, de petits ganglions périphériques participent à la coordination des régions éloignées du corps. Les ganglions sont localisés dans chaque segment ou métamère et d'autres sont disséminés dans tout le corps au voisinage même des organes dont ils régulent le fonctionnement (Figure 24.7*c*, *d*, *e* ; *voir également Figure 12.7*). Cette organisation marque la quatrième tendance évolutive. Plus un animal est complexe, plus le nombre d'interneurones du système nerveux est élevé. Parce que les interneurones dans les ganglions structurent les centres intégrateurs, l'augmentation du nombre des interneurones va de pair avec la complexité des comportements que l'animal peut assurer et les performances qui sont associées.

Chez les échinodermes, comme les étoiles de mer, le système nerveux est divisé en plusieurs parties (Figure 24.7*f*). Le système ectoneural a retenu une position primitive ectodermique et combine les fonctions sensorielle et motrice. Un nerf radial s'étend au-dessous de la surface inférieure de chaque bras. Un système hyponeural plus profond a une fonction motrice et le système apical a quelques fonctions sensorielles.

La cinquième tendance dans l'évolution des systèmes nerveux des invertébrés est la conséquence de l'augmentation du nombre des interneurones. Le cerveau contient le plus grand nombre de neurones. La complexité de l'organisation de l'animal, la complexité des comportements vont de pair avec une concentration des interneurones dans un cerveau antérieur et des ganglions organisés bilatéralement. Les cerveaux de vertébrés fournissent un excellent exemple de cette tendance.

### Synthèse de la section 24.3

La première tendance évolutive de l'organisation nerveuse des invertébrés est la mise en place d'un réseau nerveux (exemple, chez l'hydre). La seconde tendance est la céphalisation (une concentration du tissu nerveux et des récepteurs à l'extrémité antérieure, dite céphalique de l'animal ; exemple, les vers plats). La troisième tendance est la symétrie bilatérale (moitiés droite et gauche équivalentes ; exemple, les vers plats). Le développement de ganglions (axones rassemblés pour former une chaîne nerveuse ; exemple, arthropodes) représente la quatrième tendance évolutive. La cinquième tendance est l'augmentation du nombre d'interneurones dans le cerveau. Cette tendance atteint son apogée chez les vertébrés (section suivante).

***En même temps que les animaux deviennent plus complexes, leurs systèmes nerveux le deviennent également. Expliquez cette évolution.***

## 24.4 Systèmes nerveux des vertébrés

### Compétences à acquérir

1. Faire la différence entre les systèmes nerveux somatique et autonome.
2. Comparer les divisions sympathique et parasympathique du système nerveux autonome.

L'organisation de base du système nerveux est similaire chez tous les vertébrés. La symétrie bilatérale, une notochorde et un tube nerveux caractérisent l'évolution des systèmes nerveux des vertébrés.

La **notochorde** est une tige de tissu mésodermique enfermée dans une gaine ferme qui s'étend ventralement par rapport au tube neural. Elle s'est individualisée en premier chez les chordés marins et est présente chez les embryons de tous les vertébrés, mais est réduite ou absente chez beaucoup d'adultes. Durant le développement embryonnaire de la plupart des espèces de vertébrés, une succession de vertèbres formant la colonne vertébrale remplace la notochorde. La présence de cette colonne est associée au développement de muscles puissants, permettant aux vertébrés de se déplacer rapidement et d'être des animaux prédateurs. Certains des autres os forment des mâchoires puissantes qui renforcent le côté prédateur de ces animaux.

Un caractère apparenté dans l'évolution des vertébrés fut le développement d'un tube nerveux simple au-dessus de la notochorde. Durant les premières étapes de cette évolution, le tube neural, au cours de son expansion, a subi des modifications régionales et s'est subdivisé et spécialisé en moelle épinière et cerveau. Au cours du temps, l'extrémité antérieure s'est épaissie, enrichie variablement en tissu nerveux et fonctionnellement subdivisée en cerveau postérieur, cerveau médian et cerveau antérieur. Dans le monde sensoriel des vertébrés puissants, qui se déplacent rapidement, les récepteurs sensoriels antérieurs devinrent plus complexes et répartis symétriquement par rapport au plan bilatéral. Ainsi, les structures sensorielles paires, comme les yeux et les oreilles, ainsi disposées, recueillent avec plus d'efficacité les informations du milieu environnant.

Le système nerveux des vertébrés a deux composantes principales (Figure 24.8). Le **système nerveux central** comprend le cerveau et la moelle épinière et est le centre de traitement des informations. Le **système nerveux périphérique** est constitué par tous les nerfs du corps rattachés au cerveau et à la moelle épinière. Ces nerfs sont communément séparés en deux groupes : **nerfs sensitifs (afférents)**, qui transmettent l'information vers le système nerveux central ; **nerfs moteurs (efférents)**, qui transmettent les ordres vers la périphérie. Les nerfs moteurs font partie, les uns du **système nerveux volontaire (somatique)**, et transfèrent les ordres aux muscles squelettiques ; les autres au **système nerveux involontaire (viscéral ou autonome)** et stimulent les autres muscles (lisses et cardiaque) et les glandes. Les nerfs du système autonome se répartissent dans les trois subdivisions du système autonome : **sympathique**, **parasympathique** et **entérique** (intestinal).


Video
Organisation du système nerveux

Les voies du système nerveux sont formées par les axones agencés en faisceaux à la manière des câbles de téléphone. Dans le système nerveux central, les faisceaux de fibres nerveuses portent le nom de **tractus**. Dans le système nerveux périphérique, ce sont les **nerfs**. Les corps cellulaires qui sont à l'origine de ces axones sont généralement regroupés. Ces regroupements portent le nom de **nucléi** s'ils sont dans le système nerveux central et de **ganglions** s'ils font partie du système nerveux périphérique.

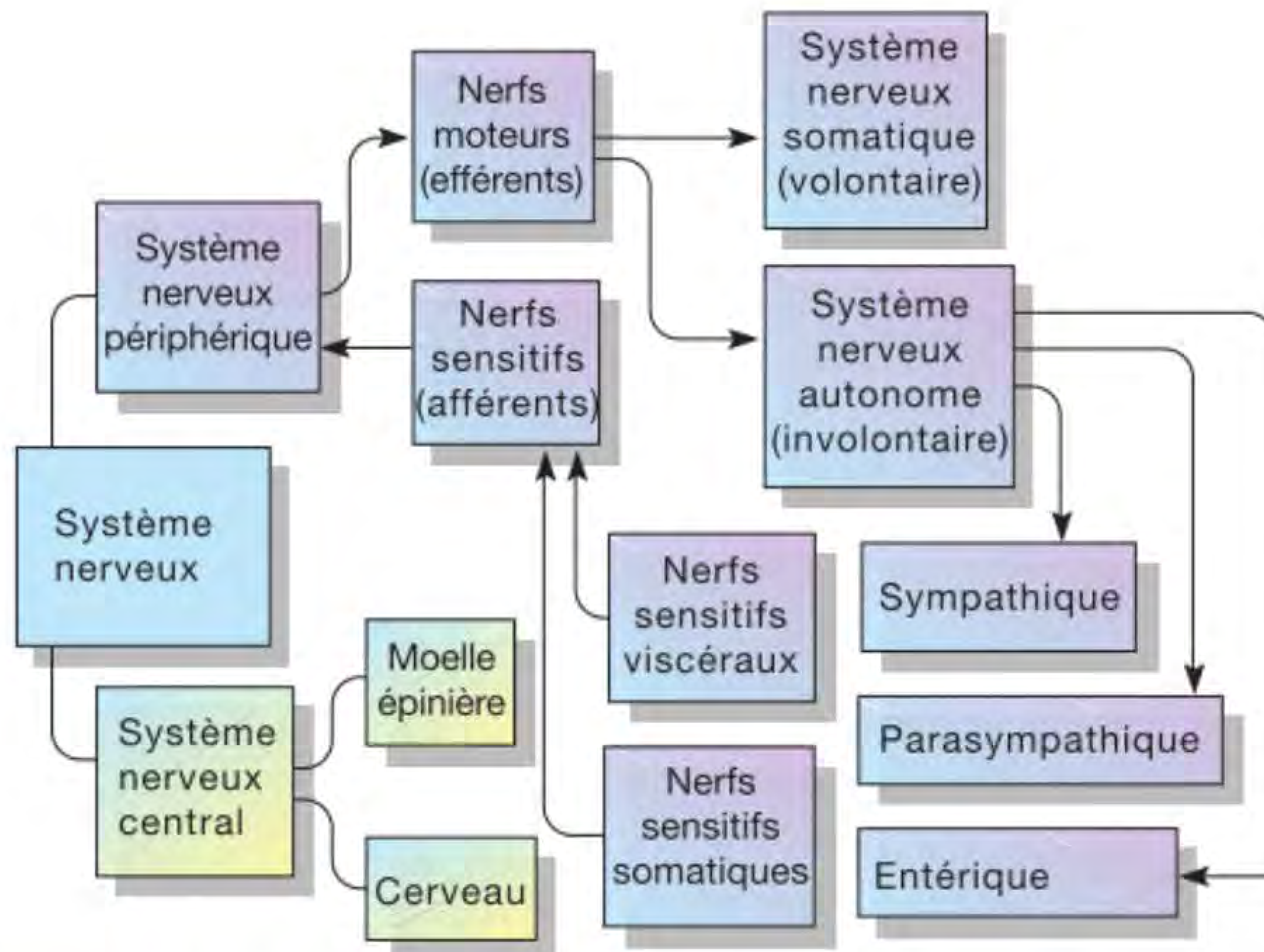



**FIGURE 24.8**

**L'organisation basale du système nerveux est identique chez tous les vertébrés.** Cet organigramme montre les composantes et les nerfs du système nerveux de vertébré. Les flèches indiquent le sens du flux des impulsions nerveuses (de l'information).

## La moelle épinière

La moelle épinière assure deux grandes fonctions chez un animal ; elle assure le lien entre le cerveau et le reste du corps et elle est le support des réflexes spinaux. Un réflexe est une réponse prévisible, involontaire à un stimulus. Ainsi, les mouvements volontaires et involontaires des membres et de nombreuses fonctions assurées par les organes utilisent ce lien.

La moelle épinière est la partie du système nerveux central qui s'étend du cerveau jusque dans la queue ou à proximité de celle-ci (Figure 24.9). Une section transversale montre un canal neural central qui contient le liquide cérébrospinal. La substance grise renferme les corps cellulaires et les dendrites et met en relation les différents étages de la moelle. De la moelle émergent les racines ventrale et dorsale des nerfs spinaux (ou rachidiens). Ces racines renferment les fibres motrices et sensitives (axones), respectivement, qui vont se rassembler dans les nerfs spinaux. La substance blanche de la moelle doit son nom à la myéline qui recouvre les axones.

Trois membranes protectrices appelées les **méninges** entourent la moelle épinière. Elles sont en continuité avec celles qui recouvrent et protègent le cerveau. La couche externe, la **dure-mère**, est résistante et fibreuse. La couche moyenne, l'**arachnoïde**, est délicate et fait la connexion avec la couche la plus profonde ou **pie-mère**. La pie-mère, qui contient des vaisseaux sanguins, est la couche nourricière de la moelle épinière.

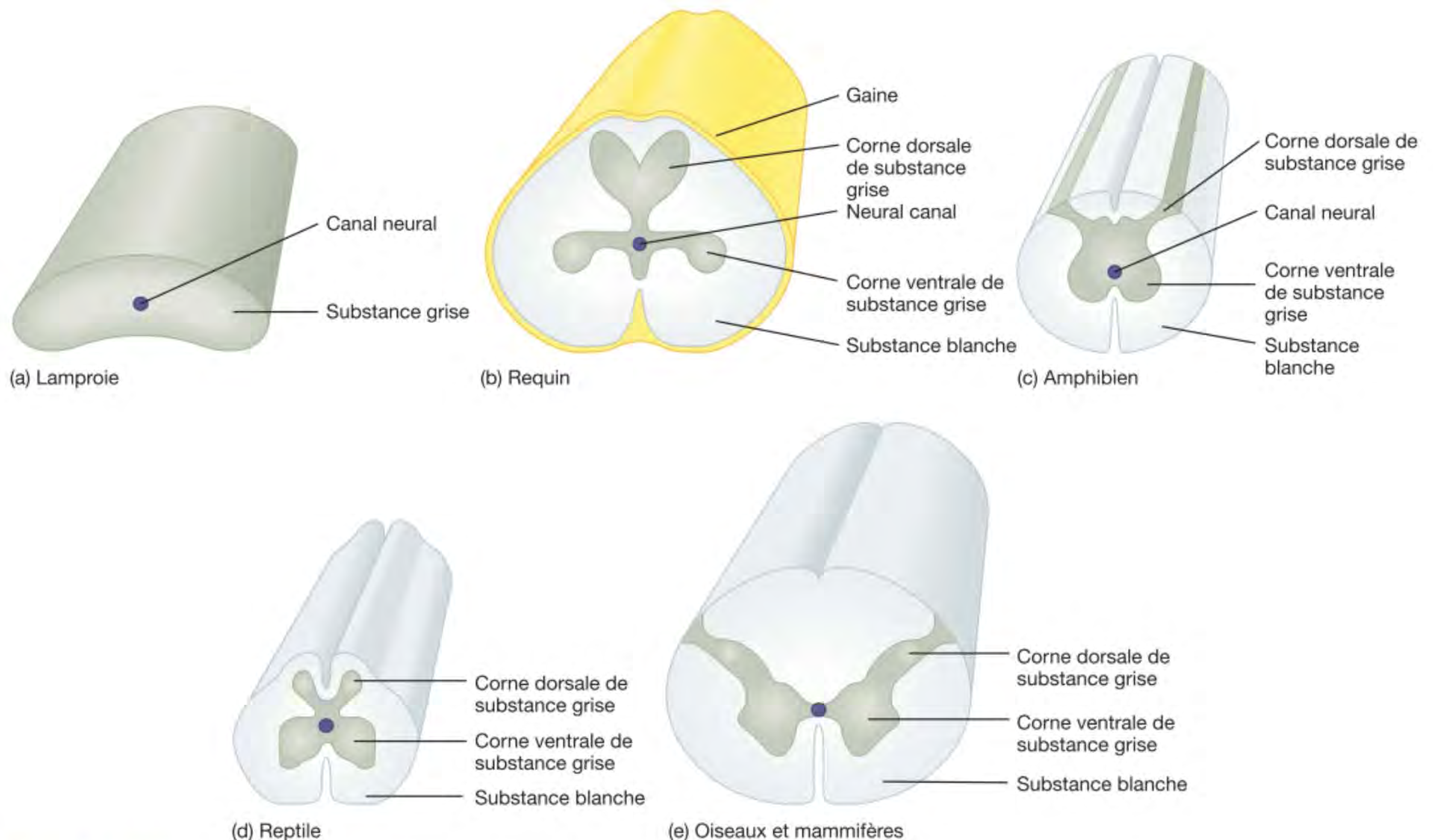



**FIGURE 24.9**

**Moelles épinières de vertébrés.** (*a*) La moelle épinière d'un agnathe typique (lamproie) est aplatie et ne possède pas d'axones myélinisés. Sa forme facilite la diffusion des gaz, des nutriments et d'autres produits. (*b*, *c*) Chez les poissons et les amphibiens, la moelle épinière est plus volumineuse, bien vascularisée et de section arrondie. Avec plus de substance blanche, la moelle est bombée sur les côtés. La substance grise d'une moelle épinière de (*d*) reptile et (*e*) des oiseaux et mammifères a la forme caractéristique d'un papillon.

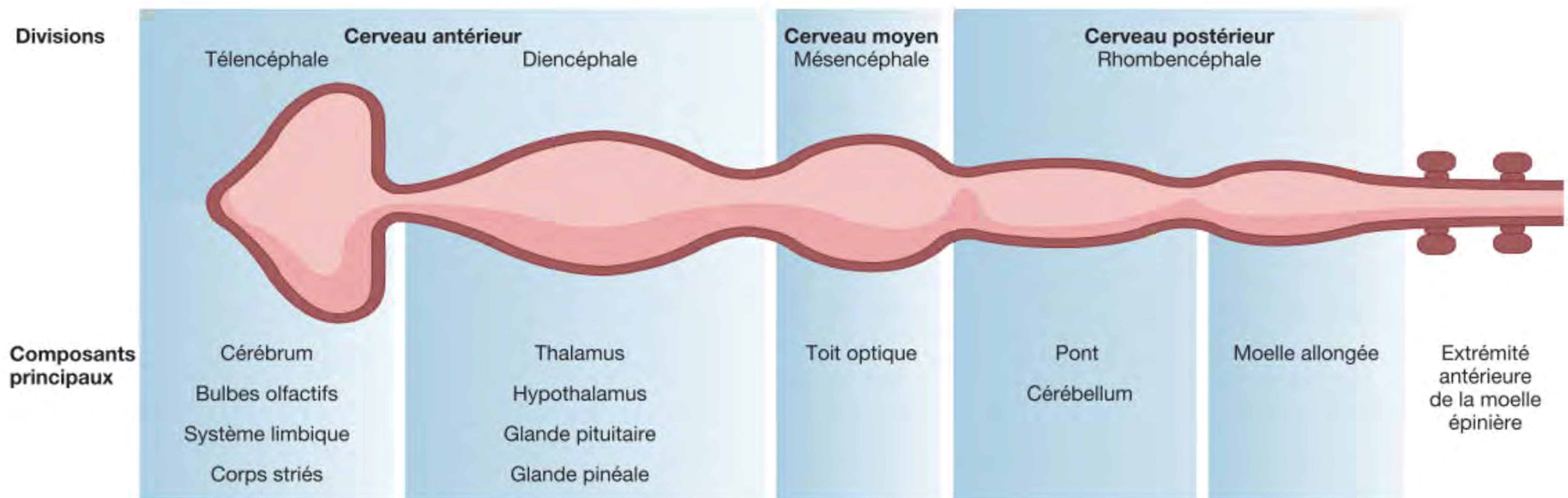



**FIGURE 24.10**

**Développement du cerveau de vertébré.** Un résumé des trois subdivisions majeures et de quelques structures qu'elles renferment. Cette représentation, dans un plan, est très simplifiée. *D'après Starr/Taggart. BIOLOGY : THE UNITY AND DIVERSITY OF LIFE. 4^E ; Copyright ©1987 Brooks/Cole, a part of Cengage Learning. Inc. Reproduit avec permission. www.cengage.com/permissions.*

## Les nerfs spinaux

Généralement, le nombre de nerfs spinaux est directement en relation avec le nombre de segments du tronc et de la queue des vertébrés. Par exemple, la grenouille a deux membres postérieurs développés pour la nage et le saut, un tronc réduit et pas de queue à l'état adulte. Elle n'a que dix paires de nerfs spinaux. Par contre, un serpent, qui se déplace par ondulations de son tronc qui est long et de sa queue, a plusieurs centaines de paires de nerfs spinaux.

## Le cerveau

Anatomiquement, le cerveau de vertébré se développe à l'avant de la moelle épinière. Durant le développement embryonnaire, le cerveau (ou encéphale) se présente comme un tube creux de tissu nerveux qui subit une expansion régionale et se différencie en cerveau postérieur, cerveau moyen et cerveau antérieur (Figure 24.10). Le canal central de la moelle se prolonge dans le cerveau, s'élargit et forme des chambres appelées ventricules. Les ventricules sont remplis de liquide cérébrospinal (ou céphalorachidien).

### *Cerveau postérieur*

Le **cerveau postérieur (hindbrain)** est dans le prolongement de la moelle épinière et comprend la moelle allongée (bulbe rachidien N. d. T.), le cérébellum (le cervelet) et le pont. La **moelle allongée (medulla oblongata)** est la partie élargie de la moelle à l'entrée du cerveau. Elle renferme les centres réflexes de la respiration, de la déglutition, de la fonction cardiovasculaire et de la sécrétion gastrique. La moelle prolongée est bien développée chez tous les vertébrés à mâchoires (gnathostomes), reflet de sa capacité à contrôler les fonctions viscérales et à filtrer les informations qui quittent ou entrent dans le cerveau.

Le **cérébellum** se présente comme une excroissance de la moelle prolongée. Il coordonne l'activité motrice associée aux mouvements des membres, le maintien de la posture et l'orientation spatiale. Le cérébellum des poissons cartilagineux a des lobes antérieur et postérieur distincts. Chez les téléostéens, le cérébellum est volumineux chez ceux qui sont des nageurs actifs et de plus petite taille chez ceux qui sont relativement inactifs. Les amphibiens ont généralement un cérébellum peu développé, en relation avec

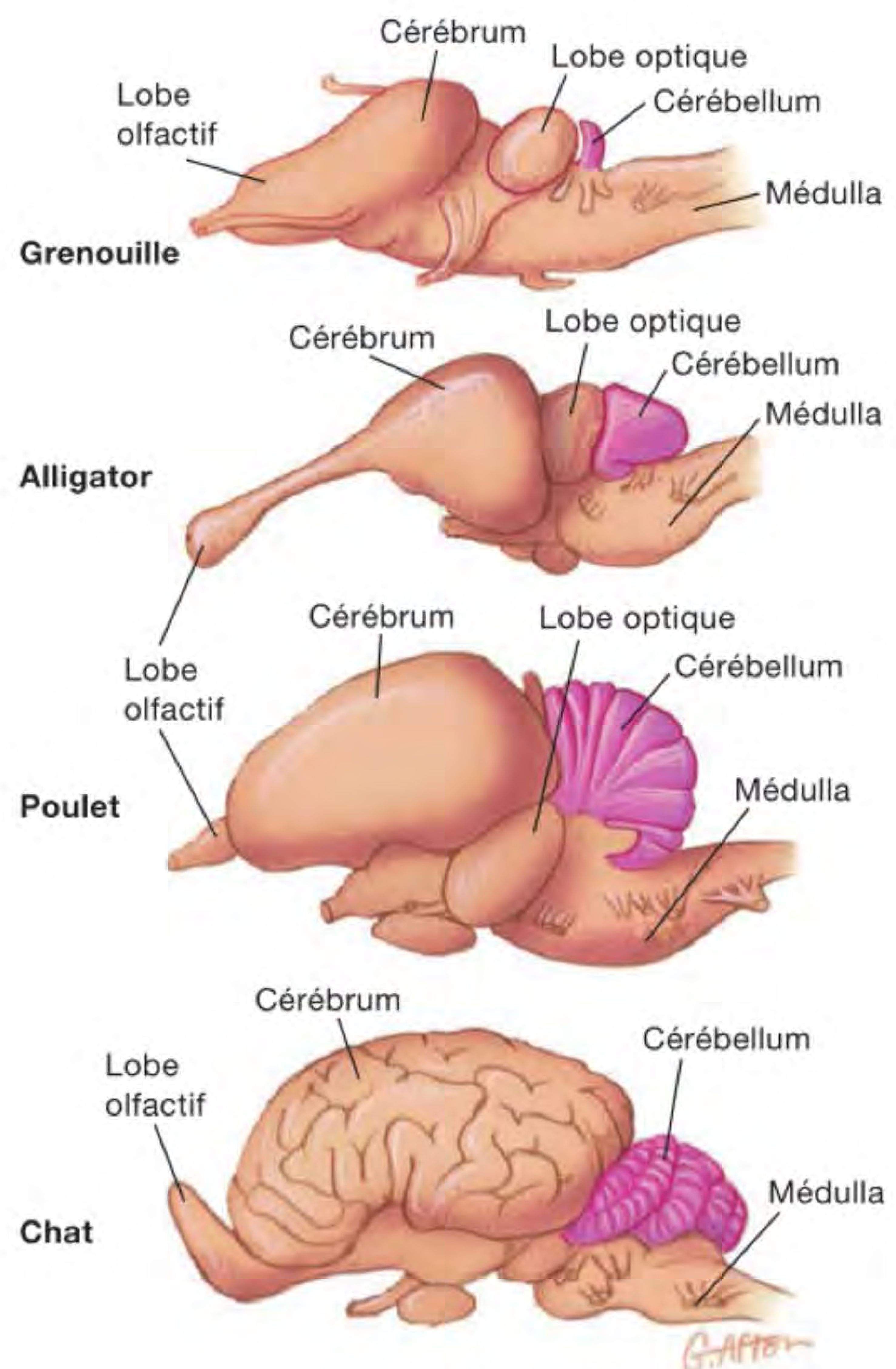



**FIGURE 24.11**

**Cerveaux de vertébrés.** Morphologie comparée de plusieurs cerveaux de vertébrés (vues latérales). Les représentations ne sont pas à la même échelle. Noter l'augmentation de la taille relative du cérébrum de l'amphibien (grenouille) au mammifère (chat).

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

### Evolution du cortex cérébral

Le fait que vous soyez en train de lire les mots de cet encadré illustre quels produits extraordinaires de l'évolution biologique sont les cerveaux humains et, plus particulièrement, les cortex cérébraux. L'évolution du cortex cérébral est l'une des histoires la plus spectaculaire de l'anatomie comparée des vertébrés.

L'histoire commence avec les lobes cérébraux qui se présentent comme des excroissances paires du forebrain (*voir Figure 24.11*). Chez les poissons, par exemple, les lobes cérébraux (dans leur forme la plus primitive) sont principalement impliqués dans l'olfaction (perception de l'odeur). Les amphibiens et les reptiles recouvrent ce cortex primitif purement olfactif avec l'hippocampe (associé avec les types « émotionnels » de comportement) et le corps strié (striatum) (associé aux réponses automatiques et « instinctives »). Chez les oiseaux, le corps strié est très développé. Chez les reptiles plus évolués, les premiers neurones associés au cortex néopallial se différencient. C'est la croissance spectaculaire et l'expansion du néopallium qui caractérisent l'évolution du cerveau mammalien et particulièrement celui de l'homme. Chez les humains, l'hippocampe a été refoulé à l'intérieur et est impliqué dans les comportements sexuels et agressifs. Le striatum devient un centre de relais pour certaines réponses involontaires. Le néopallium devient le site de l'apprentissage, de la mémoire et de l'intelligence. Les oiseaux n'ont pas de néopallium et les espèces qui sont capables d'apprentissage ont développé un hyperstriatum où réside cette capacité.

C'est au cours du développement du cerveau pendant la période prénatale que les changements les plus profonds interviennent au niveau du cortex. Une expansion rapide de cette région, au cours des deuxième et troisième mois de développement, crée les deux moitiés du cérébrum, les hémisphères cérébraux droit et gauche, qui recouvrent et enveloppent beaucoup d'autres centres du cerveau. Le développement du cortex humain se poursuit pendant un temps remarquablement long. Dans les faits, le cerveau humain, spécialement le cortex cérébral, continue à se développer au rythme fœtal après la naissance. Les chercheurs ont suggéré que la période de gestation humaine est trop courte, comparée à celle des autres primates. Pour atteindre à la naissance, une maturité identique ou comparable à celle des autres primates, la gestation chez la femme devrait être de 21 mois et non de 9. Aucune femme ne pourrait accoucher d'un enfant de cet âge qui aurait une tête trop volumineuse pour passer à travers le canal de naissance. Ainsi la naissance chez les humains est-elle fixée à 9 mois. Notre système nerveux en développement, le cortex cérébral plus particulièrement, bénéficie ainsi de l'incroyable stimulation que lui procure le monde extérieur, pendant sa première année.

la simplicité de leurs patterns locomoteurs (Fig. 24.11). Chez les tétrapodes autres que les amphibiens, le cérébellum est développé latéralement. Les lobes latéraux sont impliqués dans le contrôle de la musculature locomotrice des membres. Le cérébellum est le plus volumineux chez les oiseaux et les mammifères. Ceci est à mettre en rapport avec la complexité des patterns locomoteurs et une histoire évolutive commune du développement du membre et de la phylogénie en tant que vertébrés terrestres.

Le **pont** (pont de Varole ou protubérance annulaire, N. d. T.) renferme des noyaux dont les prolongements axoniques sont en relation avec les deux côtés du cérébellum (fibres ponto-cérébelleuses transversales) et sur lesquels font synapse des fibres motrices issues du cérébrum. Le pont fait donc le lien entre le cérébrum et le cérébellum (N. d. T.). C'est également le lieu de passage des faisceaux de fibres en provenance du cérébrum et en direction de la moelle et il contient des centres de régulation de la respiration.

### Cerveau moyen

Le **cerveau moyen (midbrain)** fut initialement un centre de coordination des réponses aux signaux d'origine visuelle. Au cours de l'évolution du cerveau, il acquit des fonctions supplémentaires en relation avec les signaux tactiles (toucher) et auditifs (ouïe) sans changer de taille toutefois. Le toit du cerveau moyen, appelé tectum opticum, est une région épaissie de matière grise qui intègre les signaux visuels et auditifs.

### Cerveau antérieur

Le cerveau antérieur a beaucoup changé au cours de l'évolution des vertébrés. Le **cerveau antérieur (forebrain)** comprend deux régions principales : le diencéphale et le télencéphale (les noms correspondent plus précisément aux vésicules embryonnaires desquelles dérivent ces deux régions N. d. T.) (Figure 24.10). Le diencéphale se situe immédiatement en avant du cerveau moyen et différencie la glande pinéale, la glande pituitaire, l'hypothalamus et le thalamus. Le **thalamus** assure le relais de toutes les voies sensorielles vers les centres cervicaux supérieurs. L'**hypothalamus** est sous le thalamus et régule de nombreuses fonctions comme, la température du corps, la pulsion sexuelle, le métabolisme des glucides, la faim et la soif. La glande pinéale contrôle certains rythmes corporels (le rythme nycthéméral ou circadien par exemple N. d. T.). La glande pituitaire est une glande endocrine majeure qui sera étudiée en détail dans le chapitre 25.

Chez les poissons et les amphibiens, le diencéphale traite l'information sensorielle. Chez les reptiles et les oiseaux, la partie la plus importante du cerveau est le corps strié, qui joue un rôle essentiel dans le déroulement de leurs comportements complexes (*voir chapitre 21*).

Alors que le diencéphale s'agrandit lentement au cours de l'évolution et traite de plus en plus de fonctions sensorielles, le télencéphale (la partie antérieure du forebrain) augmente rapidement de taille et de complexité.

En position externe par rapport au corps strié est le **cérébrum**, qu'un sillon profond sépare en hémisphères cérébraux droit et gauche. Les régions du cerveau antérieur associées à l'intégration sensorielle et motrice ont évolué en même temps que les vertébrés devinrent plus agiles et plus curieux (Fig.24.12). Beaucoup de fonctions furent transférées du tectum opticum aux hémisphères cérébraux en expansion. L'importance croissante du cérébrum a retenti sur beaucoup d'autres régions, principalement le thalamus et le cérébellum. Chez les mammifères, la région périphérique du cérébrum ou cortex cérébral s'est élargie et complexifiée. Ce développement s'est traduit par un plissement du cortex en de multiples circonvolutions laissant supposer que le cérébrum dépassait le volume du crâne qui l'abritait.

Différentes régions du cérébrum ont des fonctions spécifiques. Par exemple, le cortex cérébral contient les aires primaires sensorielles et motrices. D'autres aires du cortex sont impliquées dans la

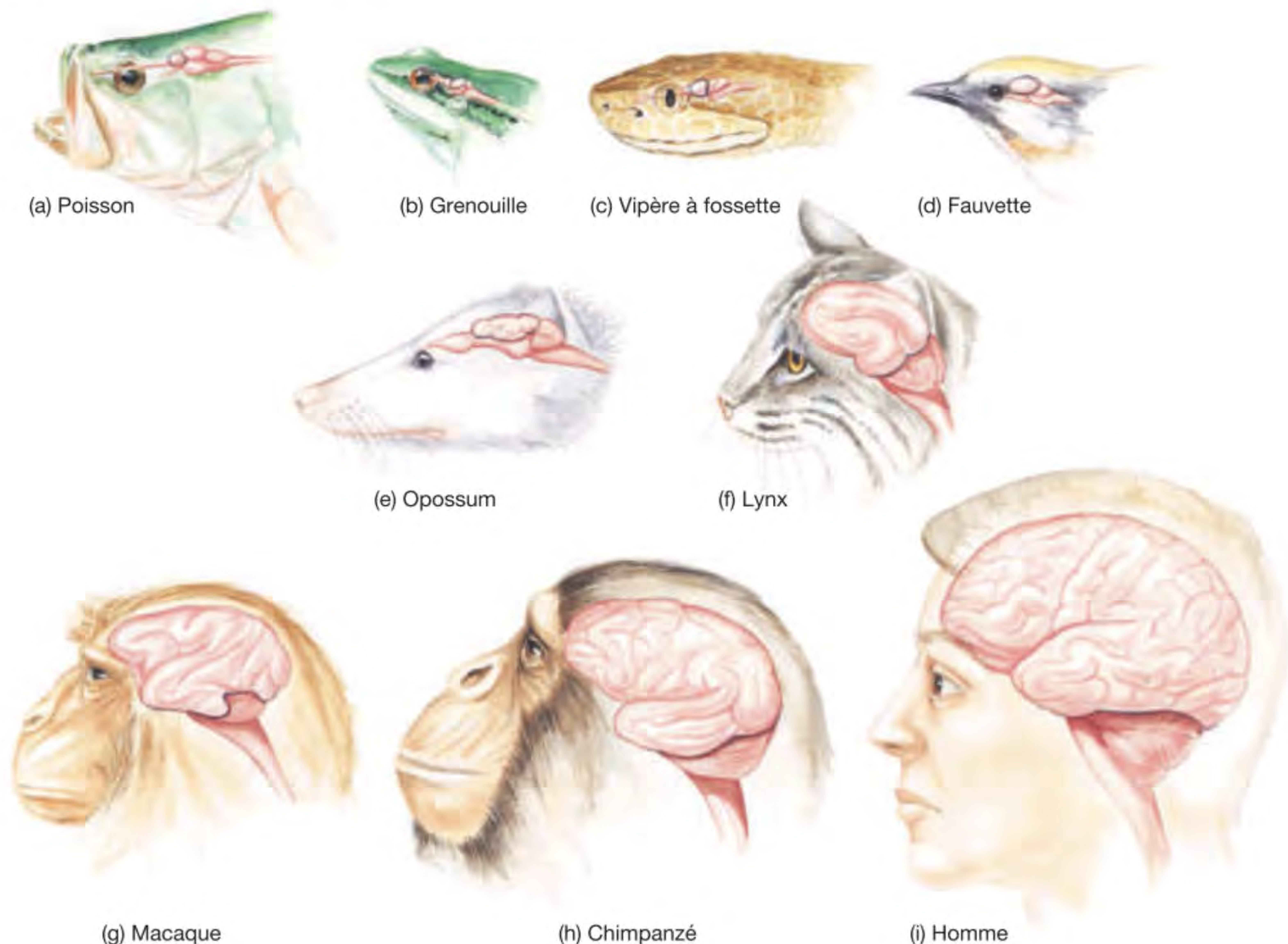



**FIGURE 24.12**

**Cérébrum de différentes espèces de vertébrés.** Le cérébrum augmente à la fois de taille et de complexité au niveau des connexions nerveuses dans les groupes plus avancés. (*a*) poissons et (*b*) amphibiens n'ont pas de cortex cérébral, tandis que les (*c*) reptiles et (*d*) les oiseaux ont une petite couche de substance grise recouvrant le cérébrum. La plupart des mammifères primitifs, comme l'opossum (*e*), ont un cérébrum lisse. Les carnivores, comme (*f*) le lynx, ont des cérébrums développés et le cortex a quelques circonvolutions. (*g*, *h*) Chez les primates, le cérébrum occupe une place plus importante que celle des autres régions du cerveau et le cortex a beaucoup de circonvolutions. (*i*) Le cérébrum humain est le plus évolué et a de très nombreuses circonvolutions.

perception des signaux visuels et auditifs de l'environnement. Chez les êtres humains, cela inclut la capacité à utiliser le langage-écrit comme parlé.

## Les nerfs crâniens

En plus des paires de nerfs spinaux, le système nerveux périphérique des vertébrés comprend des paires de nerfs crâniens. Reptiles, oiseaux et mammifères ont 12 paires de nerfs crâniens. Les poissons et les amphibiens en ont 10 paires. Certains nerfs crâniens (les nerfs optiques par exemple) sont exclusivement constitués de fibres sensitives, qui conduisent les signaux vers le cerveau. D'autres contiennent des fibres sensitives et motrices et sont qualifiés de mixtes. Le nerf vague est un exemple. En plus des axones sensitifs, il contient des axones moteurs qui conduisent au cœur et aux muscles lisses des organes viscéraux du thorax et de l'abdomen.

## Le système nerveux autonome

Le système nerveux autonome des vertébrés est subdivisé en deux composantes qui agissent de façon antagoniste (en opposition l'une avec l'autre) dans le contrôle des muscles involontaires du corps (muscles lisses et cardiaque) et des glandes (Figure 24.13). La composante **parasympathique** fonctionne durant la phase de relaxation. Les nerfs qui en sont le support émergent du cerveau ou de la région sacrée de la moelle épinière. Ils forment un réseau de longues fibres efférentes qui font synapse dans des ganglions proches des organes et de courts neurones efférents qui partent des ganglions et atteignent les organes. La composante **sympathique** du système est responsable de la réaction de « lutte ou de fuite ». Les nerfs sympathiques émergent des régions thoracique et lombaire de la moelle épinière. Ils forment un réseau de fibres efférentes courtes qui rejoignent des ganglions situés près de la moelle (chaîne ganglionnnaire latéro-vertébrale N. d. T.) et de longs neurones efférents qui vont directement des ganglions à chacun des organes.

Beaucoup d'organes sont soumis à l'action des deux composantes. Par exemple les influx émanant du parasympathique stimulent les sécrétions des glandes salivaires et des mouvements intestinaux, la contraction des muscles pupillaires des yeux et la relaxation des muscles des sphincters. Les stimulations du sympathique entraînent les effets inverses : inhibition des sécrétions des glandes salivaires et des mouvements intestinaux, relaxation des muscles pupillaires et contraction des sphincters.

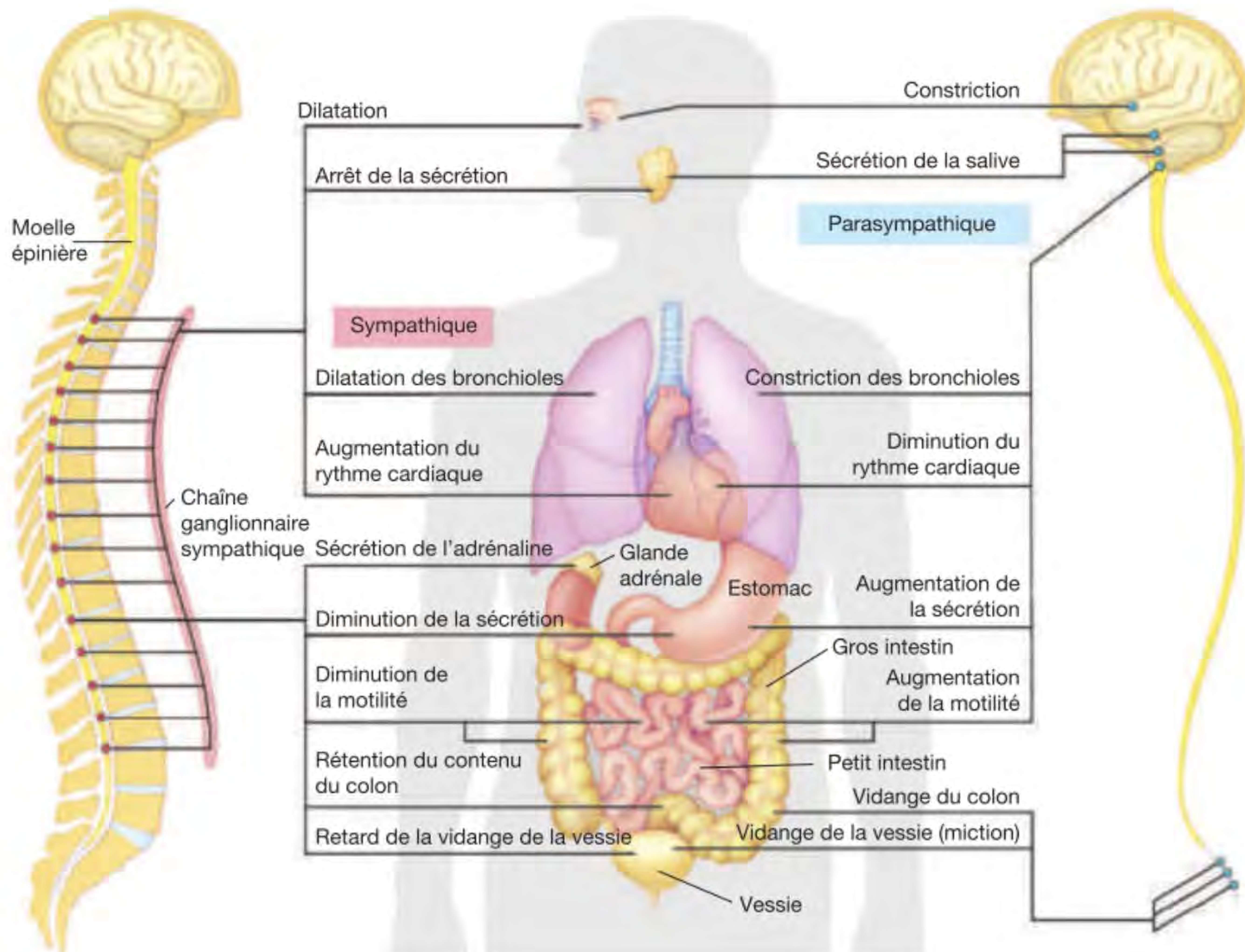



**FIGURE 24.13**

**Le système nerveux autonome.** Les neurones préganglionnaires de la composante sympathique (à gauche) émergent des régions thoracique et lombaire de la moelle épinière. Les ganglions sont localisés au voisinage de la moelle épinière. La composante parasympathique (à droite) émerge du cerveau et de la région sacrée de la moelle épinière. Les ganglions sont situés à proximité des organes qu'ils innervent. La plupart des organes internes sont sous l'influence des deux composantes.

Le système autonome **entérique** (*voir Figure 24.8*), non représenté dans la figure 24.13, comprend des réseaux de neurones localisés dans le pancréas, la vésicule biliaire et le tractus digestif. Dans ces organes, les neurones contrôlent la sécrétion et l'activité de la musculature lisse qui produit le péristaltisme. Bien que le système entérique puisse fonctionner indépendamment, il est normalement régulé par les composantes sympathique et parasympatique.

### Synthèse de la section 24.4

Le système nerveux périphérique (SNP) se subdivise en systèmes nerveux volontaire (somatique) et involontaire (autonome). La composante sympathique du système autonome active le corps dans les réactions de lutte-ou-fuite et la composante parasympathique ralentit les fonctions physiologiques. De plus, la moelle épinière contient des neurones sensitifs, qui transportent l'information des organes sensoriels au système nerveux central (SNC) et des neurones moteurs qui la transporte du SNC aux muscles et aux glandes. Le cerveau des vertébrés comprend trois régions : le cerveau postérieur, le cerveau moyen et le cerveau antérieur. Le cérébrum est formé des deux hémisphères cérébraux dans lesquels la substance grise du cortex cérébral surmonte la substance blanche.

***Pourquoi est-il avantageux d'avoir deux composantes (sympathique et parasympathique) du système nerveux autonome ? Expliquez.***

## 24.5 Réception sensorielle

### Compétence à acquérir

1. Décrire les caractéristiques de base de la plupart des récepteurs sensoriels.

Il y a 2000 ans environ, Aristote identifiait cinq sens chez l'homme – vue, ouïe, odorat, goût et toucher. Aujourd'hui, les zoologistes savent que les animaux ont d'autres sens que les « cinq sens » fondamentaux. Les invertébrés, par exemple, possèdent une impressionnante gamme de récepteurs sensoriels à travers lesquels ils reçoivent les informations de l'environnement. Les plus communs d'entre eux sont les récepteurs tactiles sensibles au toucher ; les géorécepteurs sensibles à la gravité ; les hygrorécepteurs qui détectent l'humidité de l'air ; les propriocepteurs qui répondent aux changements induits mécaniquement par l'extension, la compression, le fléchissement, la tension ; les phonorécepteurs qui réagissent aux sons ; les barorécepteurs sensibles aux changements de pression ; les chémorécepteurs qui répondent aux molécules transportées par l'air ou par l'eau ; les photorécepteurs qui captent la lumière et les thermorécepteurs qui sont influencés par les variations de la température.

La plupart des vertébrés ont un sens de l'équilibre et le sens du mouvement du corps. Ils sont également sensibles au toucher, à la pression, à la chaleur, au goût, à la lumière, aux sons, au froid,

à la douleur et à des stimuli tactiles variés. En plus, des récepteurs disséminés dans le système circulatoire enregistrent les variations de la pression artérielle et des taux sanguins de dioxyde de carbone et d'ions hydrogène (acidose) et des récepteurs localisés dans le système digestif sont impliqués dans la perception de la faim et de la soif.

D'une façon générale, les sens d'un animal lui permettent d'apprécier son environnement. Cette prise de conscience repose sur la réception et le décodage des stimuli externes et internes. La suite du chapitre étudie la façon dont les animaux utilisent l'information sensorielle pour assurer l'homéostasie.

Les **récepteurs sensoriels** sont des groupes de cellules spécialisées dans la conversion de l'information environnementale (stimuli) en impulsions nerveuses c'est-à-dire en potentiels d'action. Un **stimulus** (plu. stimuli) est n'importe quelle forme d'énergie qu'un animal peut détecter avec ses récepteurs. Tous les récepteurs sont des **transducteurs** c'est-à-dire qu'ils convertissent une forme d'énergie en une autre. Les impulsions nerveuses étant les mêmes, les différents types de récepteurs convertissent les stimuli de quelque nature qu'ils soient, la lumière ou la chaleur, en potentiels électriques gradués (potentiels récepteurs N. d. T.). Si le potentiel gradué atteint la valeur seuil propre au neurone sensoriel, il entraîne l'ouverture des canaux de la membrane plasmique et la production d'un potentiel d'action. Le signal est conduit le long de l'axone jusqu'à la jonction synaptique et devient une information véhiculée jusqu'au cerveau.

Comme cela a été précisé au début du chapitre, tout potentiel d'action est identique. Sa création répond à la loi du tout-ou-rien. Il est ou il n'est pas. Comment, dans ces conditions, un potentiel d'action peut-il rendre compte de sensations aussi diverses que le goût, la couleur et faire la discrimination entre les différents degrés de la sensation ? Chez les animaux qui ont un cerveau, les signaux en provenance d'un récepteur de type donné sont acheminés vers une région spécifique du cerveau où ils sont traités, interprétés et la sensation devient perception. Ainsi un stimulus dont l'information est dirigée vers le centre optique est interprété comme stimulus visuel. Un stimulus donné est également caractérisé par son intensité. Quand celle-ci augmente, le nombre de potentiels d'action par unité de temps augmente également. Ainsi, le cerveau perçoit l'intensité et le type de stimulus par la fréquence des signaux et le « crépitement » des neurones. Les récepteurs sensoriels ont les caractéristiques suivantes :




1. Ils contiennent des cellules réceptrices sensorielles ou les extrémités finement ramifiées de neurones sensitifs qui répondent à un stimulus en générant un potentiel gradué.
2. Leur structure est spécifique d'un type donné de stimulus.
3. Les cellules réceptrices font synapse avec des fibres nerveuses afférentes en relation avec le système nerveux central en empruntant des voies neurales spécifiques.
4. Dans le système nerveux central, les signaux sont traduits, interprétés en une sensation reconnaissable, un son par exemple.

### Synthèse de la section 24.5

La plupart des récepteurs sensoriels ont les caractéristiques suivantes : (a) Les cellules sensorielles réceptrices engendrent des potentiels gradués. (b) Leur structure est spécifique d'un stimulus donné. (c) Le message nerveux émis par le récepteur est acheminé vers le SNC en empruntant une voie spécifique. (d) Le SNC interprète et traduit le message en sensation.

***Expliquez cette affirmation : « tous les récepteurs sont des transducteurs ».***

## 24.6 Récepteurs sensoriels des invertébrés

### Compétence à acquérir

1. Décrire une fonction de chacun des récepteurs d'invertébrés suivants : barorécepteurs, chémorécepteurs, géorécepteurs, hygrorécepteurs, phonorécepteurs, photorécepteurs, propriorécepteurs, récepteurs tactiles et thermorécepteurs.

Le comportement d'un animal dépend largement de la façon dont il répond aux informations fournies par son environnement. Les invertébrés possèdent une gamme très étendue de structures réceptrices leur permettant de capter ces informations. Certains exemples communs sont discutés sous le double aspect structural et fonctionnel.

### Barorécepteurs

Les **barorécepteurs** (Gr. *baros*, poids + récepteur) sont sensibles aux changements de pression. Les zoologistes, toutefois, n'ont pas identifié de structures spécifiques baroréceptives chez les invertébrés. Néanmoins, des réponses aux changements de pression ont été mises en évidence chez les crustacés copépodes des profondeurs océaniques, les cténophores, les méduses et les calmars. Quelques crustacés intertidaux synchronisent leur activité migratoire avec le rythme journalier des marées, vraisemblablement en réponse à des variations de pressions qui accompagnent les changements de profondeur de l'eau.

### Chémorepteurs

Les **chémorécepteurs** (Gr. *chemeia*, appartenant à la chimie) répondent aux substances chimiques (on les appelle aussi chimiorécepteurs). La chémoréception est un sens direct, car les molécules agissent spécifiquement pour stimuler une réponse. La chémoréception est le sens le plus ancien et le plus universel dans le règne animal. Les protozoaires, par exemple, ont un sens chimique ; ils répondent par un comportement de répulsion à des substances chimiques aussi diverses que les acides, les alcalis et les sels. Les substances spécifiques attirent les ciliés prédateurs vers leurs proies. Les chémorécepteurs de beaucoup d'invertébrés aquatiques sont localisés dans des puits ou dépressions, dans lesquels l'eau qui transporte les molécules spécifiques peut circuler. Chez les arthropodes, les chémorécepteurs sont habituellement sur les antennes, les pièces buccales, et les pattes et se présentent sous la forme de cils sensoriels creux (**sensilla** ; sing., sensillum) renfermant des neurones chémosensoriels (Figure 24.14).

Les types de composés chimiques auxquels sont sensibles les invertébrés sont étroitement associés à leur style de vie. Les exemples sont ceux de chémorécepteurs qui fournissent des informations que l'animal utilise pour assurer différentes tâches comme la détection de l'humidité, l'évaluation du pH, le pistage d'une proie, la reconnaissance de la nourriture, ou la localisation du partenaire sexuel. Dans le cas de la localisation du partenaire sexuel, l'exemple du ver à soie (*Bombyx mori*) est démonstratif : les antennes des mâles peuvent détecter une molécule de bombykol parmi un trillion de molécules présentes dans l'air. Le bombykol est un attractant sexuel (phéromone) sécrété par les femelles et qui permet aux mâles de les retrouver la nuit à plusieurs miles de distance. Cette capacité de détection confère un avantage évident pour la reproduction d'espèces dont les membres sont largement dispersés.

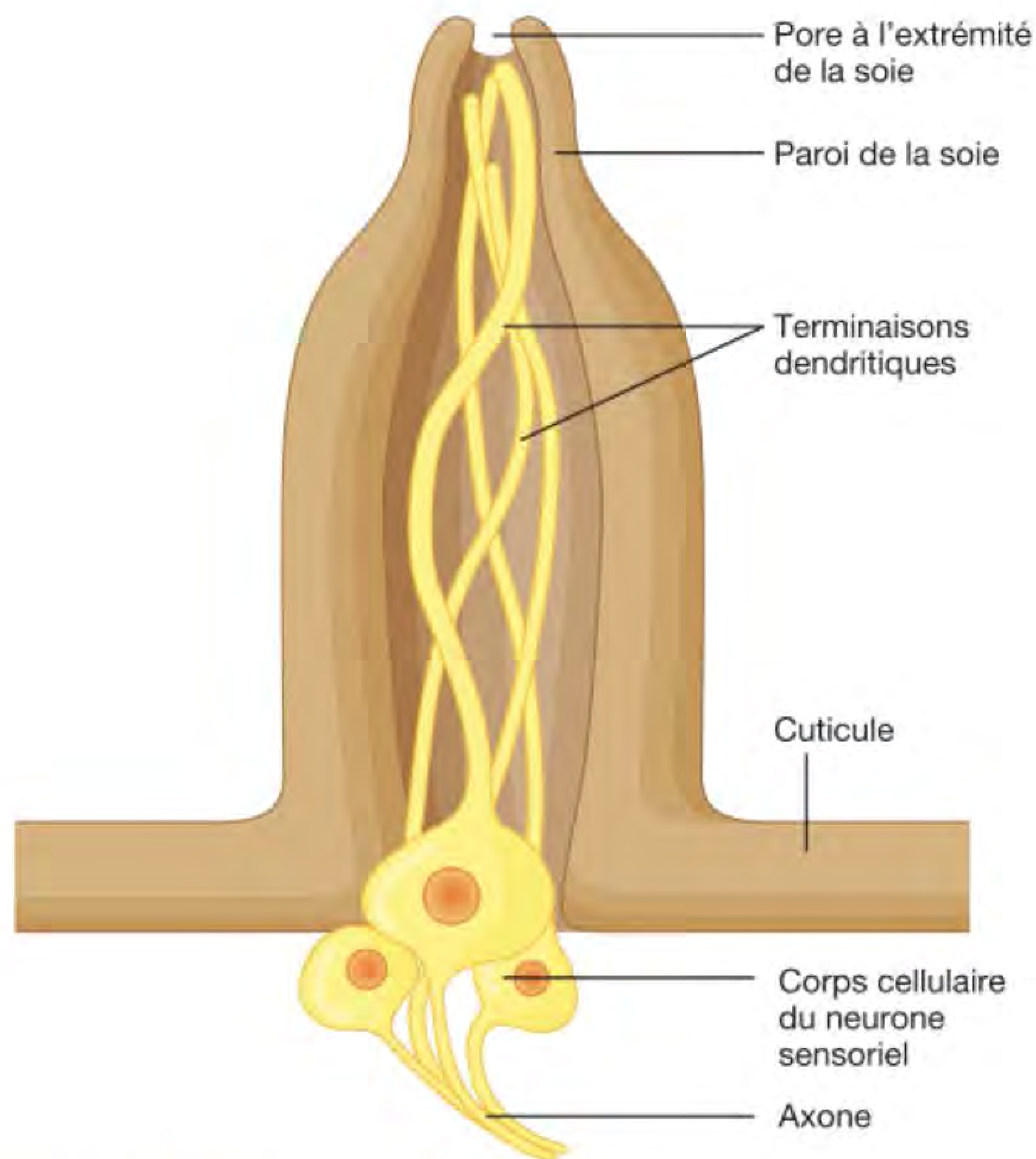



**FIGURE 24.14**

**Chémorécepteur d'invertébré.** Représentation d'une coupe pratiquée dans une sensille d'insecte. Le récepteur est une projection de la cuticule ouverte par un pore à son extrémité. Chaque chémorécepteur contient généralement quatre à cinq dendrites qui conduisent aux corps cellulaires des neurones sensoriels situés sous la cuticule. Chaque cellule sensorielle a son propre spectre de réponses chimiques. Une sensille simple à quatre ou cinq dendrites et corps cellulaires peut être capable d'assurer la discrimination entre plusieurs composés chimiques différents.

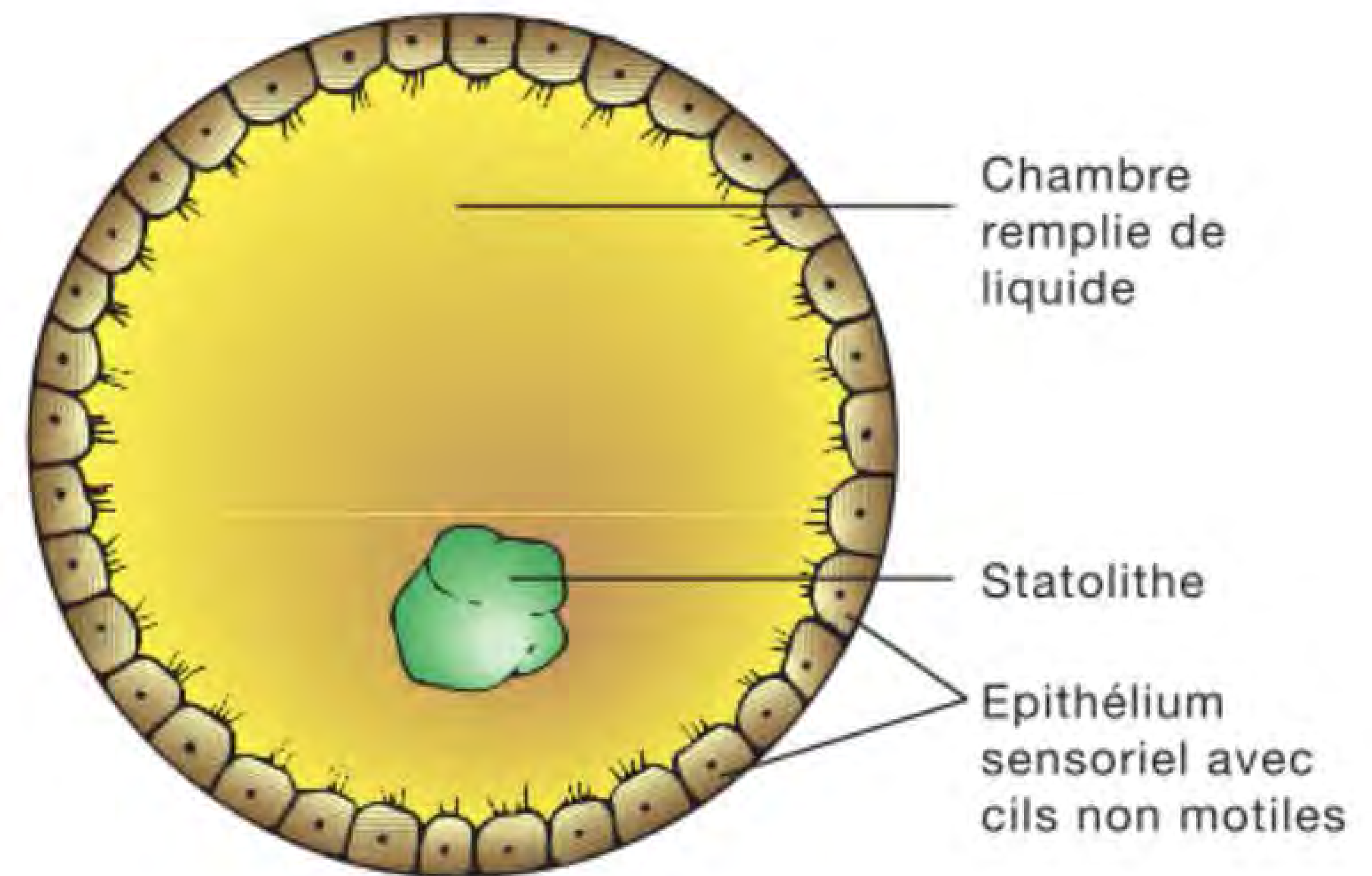



**FIGURE 24.15**

**Géorécepteur d'invertébré.** Un statocyste (vu en coupe) consiste en une chambre remplie de liquide qui contient un granule appelé statolithe. La chambre est limitée par un épithélium tactile cilié associé aux terminaisons de neurones sensoriels. *Avec la permission de Richard C. et Gary J. Brusca. INVERTEBRATES. Copyright © 1990.*

## Géorécepteurs

Les **géorécepteurs** (Gr. *geo*, terre + récepteur) répondent à la force de la gravité. Cela donne à l'animal une information sur son orientation par rapport au-dessus et au-dessous. La plupart des géorécepteurs sont des **statocystes** (Gr. *statos*, position + *kystis*, vésicule) (Figure 24.15). Un statocyste se présente comme une chambre remplie de liquide, limitée par un épithélium sensoriel cilié et renfermant un granule solide appelé **statolithe** (Gr. *lithos*, pierre). Tout mouvement de l'animal déplace le statolithe et le liquide, modifiant alors le pattern de l'information qui émerge de l'épithélium sensoriel. Quand un animal est en mouvement, le déplacement du statolithe et du liquide au-dessus de l'épithélium sensoriel retentit sur la position des cils et la transduction mécanosensorielle consécutive fournit une information sur l'accélération linéaire et rotationnelle de l'animal par rapport à l'environnement.

Les statocystes sont présents chez de nombreux gastéropodes, céphalopodes, crustacés, némertiens, polychètes et scyphozoaires. Ces animaux utilisent de différentes façons l'information émise. Les animaux fouisseurs, qui ne peuvent pas s'appuyer sur les photorécepteurs, l'utilisent pour se déplacer dans le substratum. Les animaux planctoniques utilisent également les statocystes pour s'orienter dans l'environnement aquatique tri-dimensionnel. C'est particulièrement important la nuit et dans les eaux profondes où la clarté est faible ou nulle.

En plus des statocystes, beaucoup d'insectes aquatiques détectent la gravité à l'aide de bulles d'air piégées dans les voies de passage de l'air (les tubes trachéens par exemple). Comme la bulle d'air piégée dans le niveau qu'utilise le charpentier, ces bulles d'air se déplacent en fonction de leur position par rapport à la force de gravité. Elles stimulent des plages sensorielles ciliées qui bordent les tubes.

## Hygrorécepteurs

Les **hygrorécepteurs** (Gr. *hygros*, humidité) détectent la teneur en eau de l'air. Certains insectes ont des hygrorécepteurs à l'aide desquels ils peuvent apprécier de petits changements dans l'humidité ambiante. Cette possibilité leur permet de rechercher des environnements d'humidité voulue ou de modifier leur physiologie ou leur comportement en fonction de l'humidité ambiante (contrôler par exemple l'ouverture ou la fermeture des spiracles). Les zoologistes ont identifié une grande variété de structures hygrosensorielles sur les antennes, les palpes, la face ventrale du corps et près des spiracles des insectes. Toutefois, le mécanisme selon lequel l'hygrorécepteur transduit le stimulus « taux d'humidité » n'est pas connu.

## Phonorécepteurs

Les vrais **phonorécepteurs** (Gr. *phone*, voie + récepteur) qui répondent au son ont été repérés uniquement chez les insectes, les arachnides et les centipèdes, bien que d'autres invertébrés semblent être capables de réagir aux sons émis par les vibrations du substratum. Ainsi, les criquets, les sauterelles et les cigales possèdent des phonorécepteurs appelés **organes tympaniques** ou **tympanaux** (Figure 24.16). Cet organe comprend un tympan résistant et flexible qui ferme un sac interne qui permet au tympan de vibrer quand des vagues sonores l'atteignent. Les neurones sensoriels attachés au tympan sont stimulés et produisent un potentiel générateur.

Beaucoup d'arachnides ont des phonorécepteurs au niveau de leur cuticule, se présentant sous la forme de fentes sensorielles sensibles aux vibrations sonores. Les centipèdes ont des organes de Tomösvary que certains zoologistes supposent être également sensibles aux sons. Toutefois, la physiologie des unes et des autres est peu comprise.

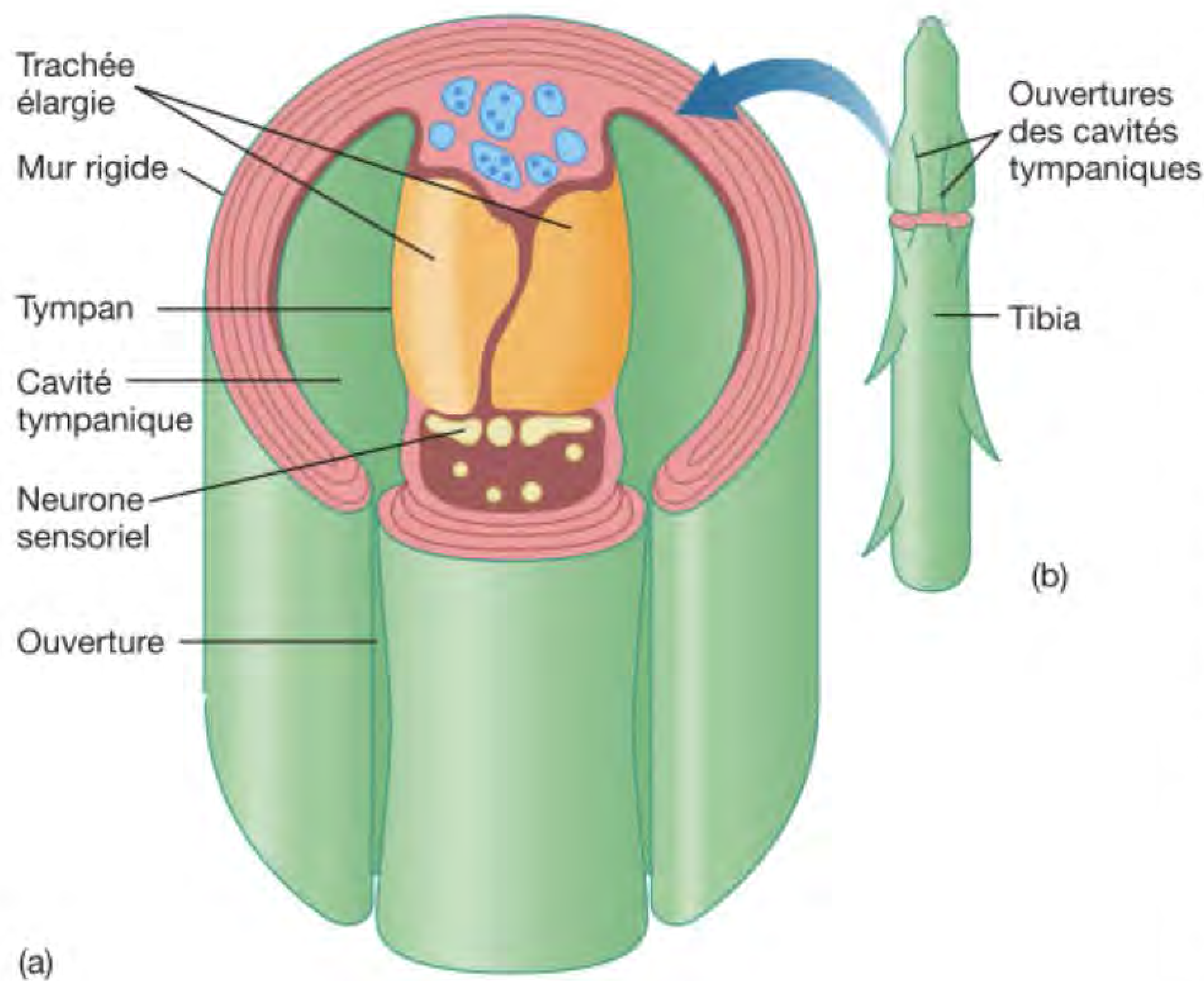



**FIGURE 24.16**

**Photorécepteur (organe tympanal) d'invertébré.** (*a*) Le mur extérieur aplati (tympan) de chaque trachée fonctionne selon le principe « de la peau d'un tambour ». Lorsque le tympan vibre en réponse aux vagues de sons, les variations de pression à l'intérieur de la trachée retentissent sur le neurone sensoriel et entraînent l'apparition d'un potentiel générateur. (*b*) Les fentes sur la patte (tibia) d'un criquet s'ouvrent dans les cavités tympaniques.

## Photorécepteurs

Les **photorécepteurs** (Gr. *photos*, lumière + récepteur) sont sensibles à la lumière. Tous les photorécepteurs renferment des pigments sensibles à la lumière (caroténoïdes, rhodopsine par exemple). Les pigments capturent les photons et les photorécepteurs engendrent un potentiel générateur. À partir de cette base de fonctionnement commune, la complexité et l'arrangement des photorécepteurs au sein des animaux varient de façon incroyable.

Certains protozoaires flagellés (*Euglena*) qui contiennent de la chlorophylle renferment une masse de granules photorécepteurs rouge brillant appelée **stigma** (plu. stigmata) (Figure 24.17*a*). Les granules sont des caroténoïdes. Le véritable photorécepteur est un renflement latéral à la base du flagelle. Le stigma joue probablement le rôle de bouclier, essentiel si le photorécepteur doit être stimulé par de la lumière qui arrive d'une certaine direction et pas d'autres. L'ensemble photorécepteur et stigma oriente donc l'euglène de telle sorte qu'il soit exposé à la lumière. Il se maintient ainsi dans la colonne d'eau où la quantité de lumière est optimale pour que la photosynthèse soit efficace.

Certains animaux, comme le ver de terre *Lumbricus*, ont des cellules photoréceptrices simples dispersées sur l'épiderme ou regroupées dans des aires particulières du corps. D'autres animaux ont des photorécepteurs multicellulaires qui peuvent être répartis en trois catégories principales : ocelles, yeux composés et yeux complexes.

Un **ocelle** (L. dim. de *oculus*, œil) est une petite coupe bordée de cellules photoréceptrices doublées par des cellules pigmentaires qui absorbent la lumière (Figure 24.17*b* ; *voir également Figure 14.10b*). Les cellules sensibles sont des cellules rétiniennes ou rétinulaires qui contiennent le pigment photosensible. La stimulation par la lumière provoque un changement chimique du pigment, qui conduit à un potentiel générateur à l'origine de potentiels d'action que les neurones sensitifs acheminent vers les ganglions cérébroïdes pour y être interprétés. Ce type de système visuel donne une information sur la direction de la lumière et son intensité. La présence d'ocelles est partagée par plusieurs phyla (Annélides, Mollusques et Arthropodes).

Les **yeux composés** sont formés par la juxtaposition d'un nombre variable d'unités élémentaires distinctes appelées **ommatidies** (Gr. *ommato*, œil + *ium*, petit) (Figure 24.17*c*). Bien que de tels yeux soient trouvés chez quelques annélides et mollusques bivalves, ils sont surtout très bien représentés et compris chez les arthropodes (mais pas chez les arachnides et les myriapodes N. d. T.). Un œil composé peut renfermer des milliers d'ommatidies, chacune d'elles orientée dans une direction légèrement différente des autres de telle sorte que leur ensemble adopte une forme légèrement convexe, bombée. Le champ visuel d'un œil composé est très large et quiconque a tenté d'attraper une mouche le sait. Chaque ommatidie a son propre tractus nerveux qui converge vers un nerf optique de grand diamètre. Les champs visuels des ommatidies adjacentes ont un certain degré de chevauchement. Ainsi, si un objet dans le champ visuel total change de position le niveau de stimulation de plusieurs ommatidies est modifié. La conséquence d'une telle physiologie est que, si le système nerveux central est suffisamment sophistiqué, les yeux composés sont très efficaces dans la détection des mouvements et sont vraisemblablement capables de former des images. De plus, la plupart des yeux composés peuvent s'adapter aux changements d'intensité lumineuse et certains sont impliqués dans la vision des couleurs. La vision des couleurs est particulièrement importante pour les insectes diurnes qui se nourrissent de nectar, comme les abeilles mellifères. Ces dernières apprennent à reconnaître certaines fleurs par la couleur, l'odeur et la forme.

Les **yeux camérulaires complexes** des calmars et des pieuvres sont les plus beaux exemples d'yeux c'est-à-dire d'organes capables de former des images chez les invertébrés. L'œil du calmar géant est l'œil le plus grand connu, avec un diamètre de plus de 38 cm. Les yeux des céphalopodes sont souvent comparés à ceux des vertébrés, car ils possèdent une cornée fine, transparente ainsi qu'un cristallin qui concentre les rayons lumineux sur la rétine et ils sont suspendus et contrôlés par des muscles ciliaires (Figure 24.17*d*). Toutefois, les yeux complexes des calmars diffèrent de ceux des vertébrés par le fait que les sites récepteurs de la lumière font face à la lumière qui entre dans l'œil. (La rétine est qualifiée de directe N. d. T.). Dans l'œil de vertébré, les récepteurs sont les cellules les plus profondes de la rétine. Celle-ci est inversée, qualifiée d'indirecte. Les deux types d'yeux, toutefois, font la mise au point pour former les images même si le processus diffère dans les détails. Chez les vertébrés terrestres, l'accommodation ou mise au point est assurée par une modification de la forme du cristallin dépendante de muscles. Chez les poissons et les céphalopodes, elle dépend d'un déplacement du cristallin vers l'avant ou vers l'arrière sous le contrôle de muscles et par modification de la forme du globe oculaire.

## Propriocepteurs

Les **propriocepteurs** (L. *proprius*, soi-même + récepteur), communément appelés « récepteurs d'étirement » sont des organes sensoriels internes qui répondent, comme nous avons eu l'occasion de le dire, à des changements mécaniques induits par l'étirement, la compression, la courbure ou la tension. Ces récepteurs donnent à l'animal une information sur le mouvement des différentes parties de son corps et sur leurs positions relatives. Ils ont été parfaitement étudiés chez les arthropodes où ils sont associés aux articulations des appendices et aux muscles extenseurs du corps (Figure 24.18).

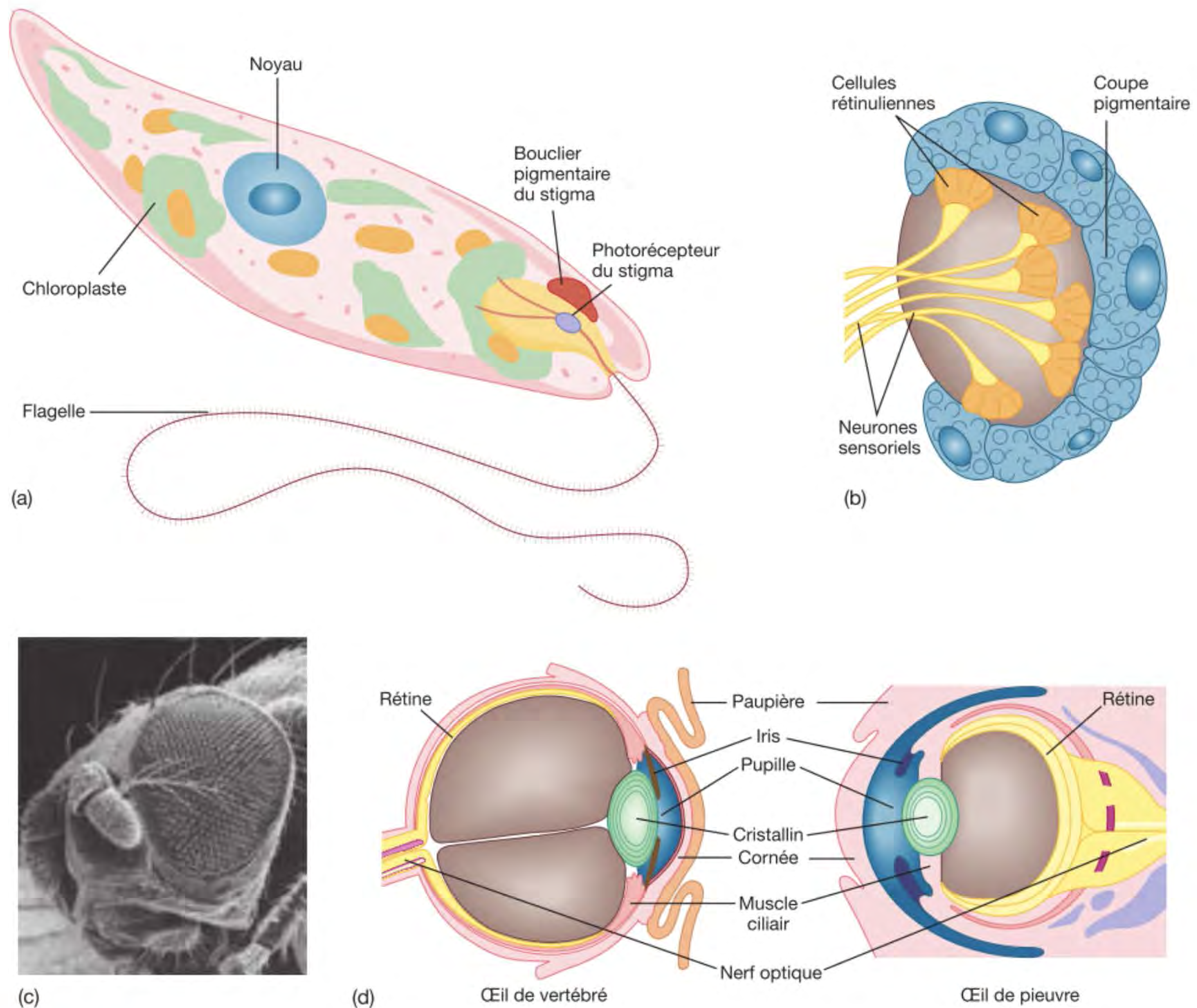



**FIGURE 24.17**

**Photorécepteurs d'invertébrés.** (*a*) Stigma. Le protozoaire *Euglena* contient une masse de granules rouge brillant appelée stigma. Le véritable photorécepteur est un renflement à la base du flagelle. (*b*) Ocelle. La coupe pigmentaire oculaire inversée d'un ver plat. (*c*) Œil composé. L'œil composé d'une mouche contient des centaines d'ommatidies. Noter la forme convexe de l'œil ; deux ommatidies ne sont pas exactement orientées dans la même direction (MEB). (*d*) Yeux camérulaires complexes. Comparaison d'un œil de vertébré et d'un œil de pieuvre (coupes sagittales).

Chez ces animaux, les neurones sensoriels impliqués dans la proprioception sont associés ou attachés aux parties du corps susceptibles d'être étirées. Ces parties peuvent être des cellules musculaires spécialisées, des fibres élastiques du tissu conjonctif, ou les membranes articulaires. Lorsque ces structures changent de forme, les extrémités nerveuses sensitives des nerfs associés ou attachés se distordent et initient un potentiel gradué.

## Récepteurs tactiles

Les **récepteurs tactiles (du toucher)** dérivent généralement de cellules épithéliales modifiées associées à des neurones sensitifs. La plupart des récepteurs tactiles des animaux sont des projections de la surface du corps : soies, épines et tubercules par exemple. Quand un animal entre en contact avec un objet de l'environnement, ces récepteurs sont mécaniquement déformés. Le récepteur est activé et active à son tour les neurones sensitifs sous-jacents qui engendrent un potentiel générateur.

Beaucoup de récepteurs tactiles sont également sensibles aux vibrations qui se propagent dans l'eau ou dans un substrat solide. Par exemple, les polychètes sédentaires tubicoles sont pourvus de récepteurs qui leur permettent de se rétracter rapidement dans leurs tubes en réponse à des mouvements de leur environnement. Les araignées qui construisent des toiles ont des récepteurs tactiles qui avertissent de la présence d'une proie empêtrée en captant les vibrations des fils de soie.

## Thermorécepteurs

Les **thermorécepteurs** (Gr. *therme*, chaleur + récepteurs) répondent aux variations de la température. Certains invertébrés sont directement sensibles aux différences de températures. Par exemple, le protozoaire *Paramecium* récolté dans une eau à température modérée évite les températures extrêmes. Un mécanisme sensible à la température attire les sangsues vers les hôtes à sang chaud auxquels elles se fixent. Certains insectes, quelques crustacés et le crabe fer

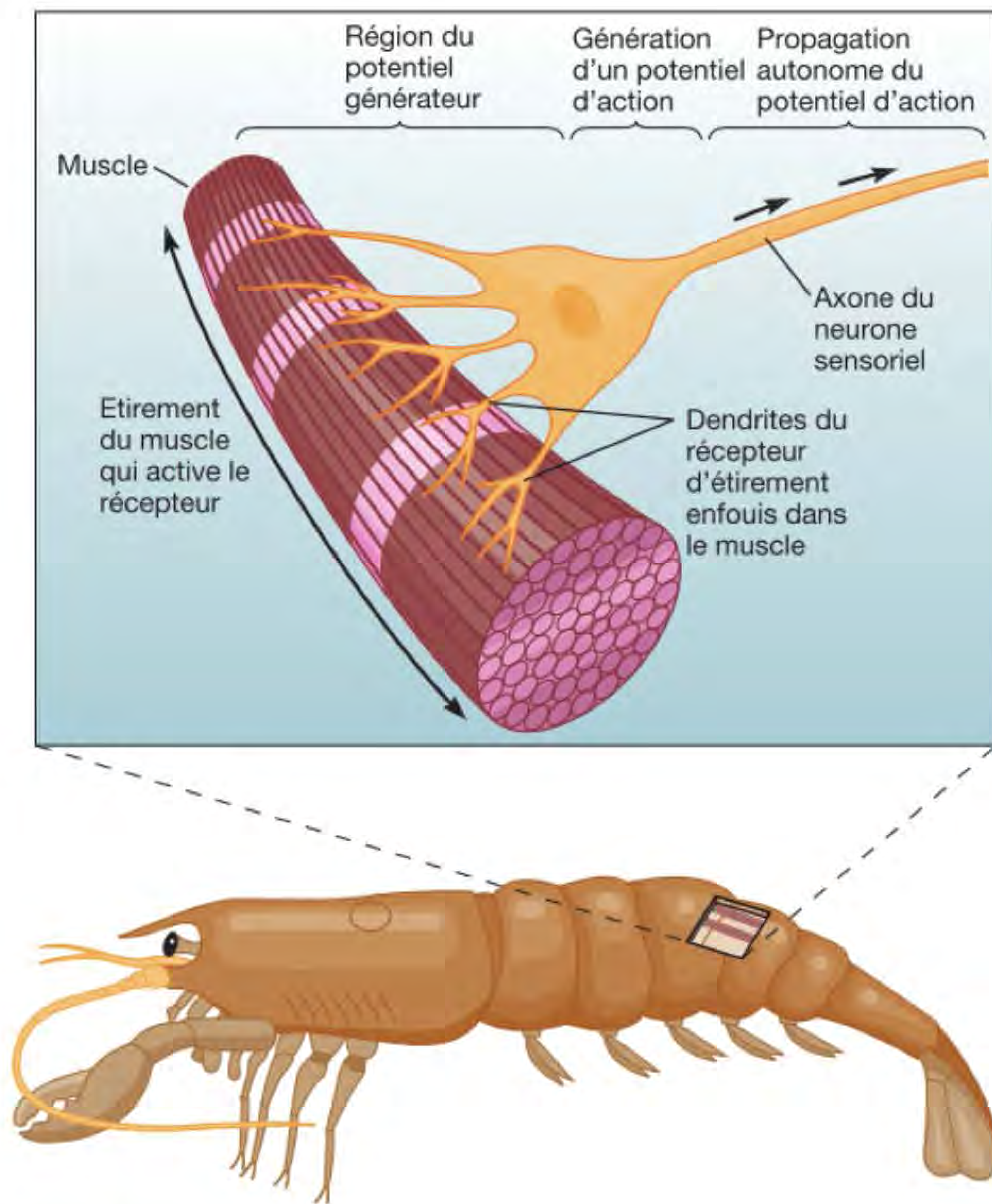



**FIGURE 24.18**

**Propriorécepteur d'invertébré.** Les récepteurs d'étirement de l'écrevisse sont des neurones attachés aux muscles. Dans cet exemple, quand l'écrevisse arque son abdomen en nageant, le récepteur d'étirement détecte le changement dans la longueur du muscle. Quand le muscle est étiré, le récepteur l'est également. L'étirement augmente la perméabilité au sodium de la membrane plasmique du récepteur en entraînant l'ouverture mécanique des canaux sodiques. L'entrée des ions sodium produit la dépolarisation à l'origine du potentiel générateur converti en potentiel d'action. L'axone du neurone sensoriel transmet ensuite le potentiel d'action au système nerveux central où il est interprété.

à cheval (*Limulus*) sont aussi sensibles aux variations thermiques. Dans tous ces cas, toutefois, des structures réceptives spécifiques n'ont pas été identifiées.

### Synthèse de la section 24.6

Les barorécepteurs détectent les changements de pression. Les chémorécepteurs répondent aux composés chimiques. Les géorécepteurs sont sensibles à la force de gravité. Les hygrorécepteurs détectent le degré d'humidité de l'air. Les phonorécepteurs sont activés par le son. Les photorécepteurs sont sensibles à la lumière. Les propriocepteurs répondent à des modifications induites mécaniquement. Les récepteurs tactiles détectent des changements mécaniques dans l'environnement. Les thermorécepteurs, enfin, sont sensibles aux variations de la température.

***Quel est l'avantage pour un insecte, comme la mouche, d'avoir des récepteurs du goût sur ses tarses (pieds) ? Expliquez.***

## 24.7 Récepteurs sensoriels des vertébrés

### Compétences à acquérir

1. Expliquer ce que la ligne latérale des poissons détecte.
2. Décrire comment fonctionnent les photorécepteurs des vertébrés.

Les récepteurs sensoriels des vertébrés sont le reflet des adaptations à la nature des stimuli sensoriels du milieu environnant ou du milieu interne. Chaque environnement a ses caractéristiques chimiques et physiques qui affectent les niveaux d'énergie et les molécules qui transportent l'information sensorielle. Par exemple, votre environnement extérieur est le milieu qui vous entoure : la terre sur laquelle vous êtes et l'air que vous respirez. D'autres animaux vivent dans des milieux différents : une truite peut être immergée dans un courant d'eau de montagne froid et clair ; une tortue peut l'être dans l'eau trouble d'un marécage ; et un saumon peut nager dans l'eau salée de la mer.

Chacun de ces milieux ne renferme que certains stimuli environnementaux. Par exemple, l'air transmet très bien la lumière et conduit assez efficacement les ondes sonores. Mais l'air ne peut transporter qu'un assortiment limité de petites molécules reconnues par le sens du goût et ne laisse passer que peu ou pas d'énergie électrique. Dans l'eau, par contre, les sons se propagent plus vite et plus loin et l'eau dissout et transporte une gamme plus étendue de substances chimiques. L'eau, particulièrement l'eau de mer, est un excellent conducteur d'électricité, mais elle absorbe (et donc ne transmet pas) beaucoup de radiations lumineuses. Comme ces exemples l'indiquent, les organes récepteurs des vertébrés, comme ceux des invertébrés, ont évolué selon des voies qui sont en rapport avec le milieu dans lequel ils vivent et fonctionnent.

Beaucoup de similitudes sous-jacentes unifient tous les sens des vertébrés. À chaque sens sont associées une histoire fascinante de l'information environnementale, une évolution adaptative des cellules réceptrices pour détecter cette information et un traitement de l'information dans le système nerveux central qui la rende utilisable par l'animal. Ce qui suit est une discussion sur des récepteurs particuliers (par exemple les systèmes de la ligne latérale, les oreilles, les yeux et les senseurs de la peau) qui détectent les changements dans l'environnement externe et sur plusieurs récepteurs (ceux de la douleur, de la proprioception par exemple) qui détectent les changements dans le milieu intérieur de quelques animaux vertébrés familiers.

### Système de la ligne latérale et sensation électrique

Les organes spécialisés pour l'équilibre et la détection de la gravité, l'audition et la magnétoréception ont évolué à partir du système de la ligne latérale des poissons. Le **système de la ligne latérale** du sens électrique se localise dans la tête et certaines régions du corps de la plupart des poissons, de certains amphibiens et de platypus (Figure 24.19*a*). Il est structuré autour de pores sensoriels épidermiques connectés à des canaux qui conduisent à des **électrorécepteurs** appelés **organes ampullaires** (Figure 24.19*b*). Ces organes sont sensibles aux courants électriques qui parcourent l'eau environnante. La plupart des organismes vivants génèrent de faibles champs électriques. La capacité à les détecter aide les poissons à trouver les partenaires sexuels, à capturer les proies ou à éviter les prédateurs. Ce sens prend toute sa valeur dans les eaux profondes,

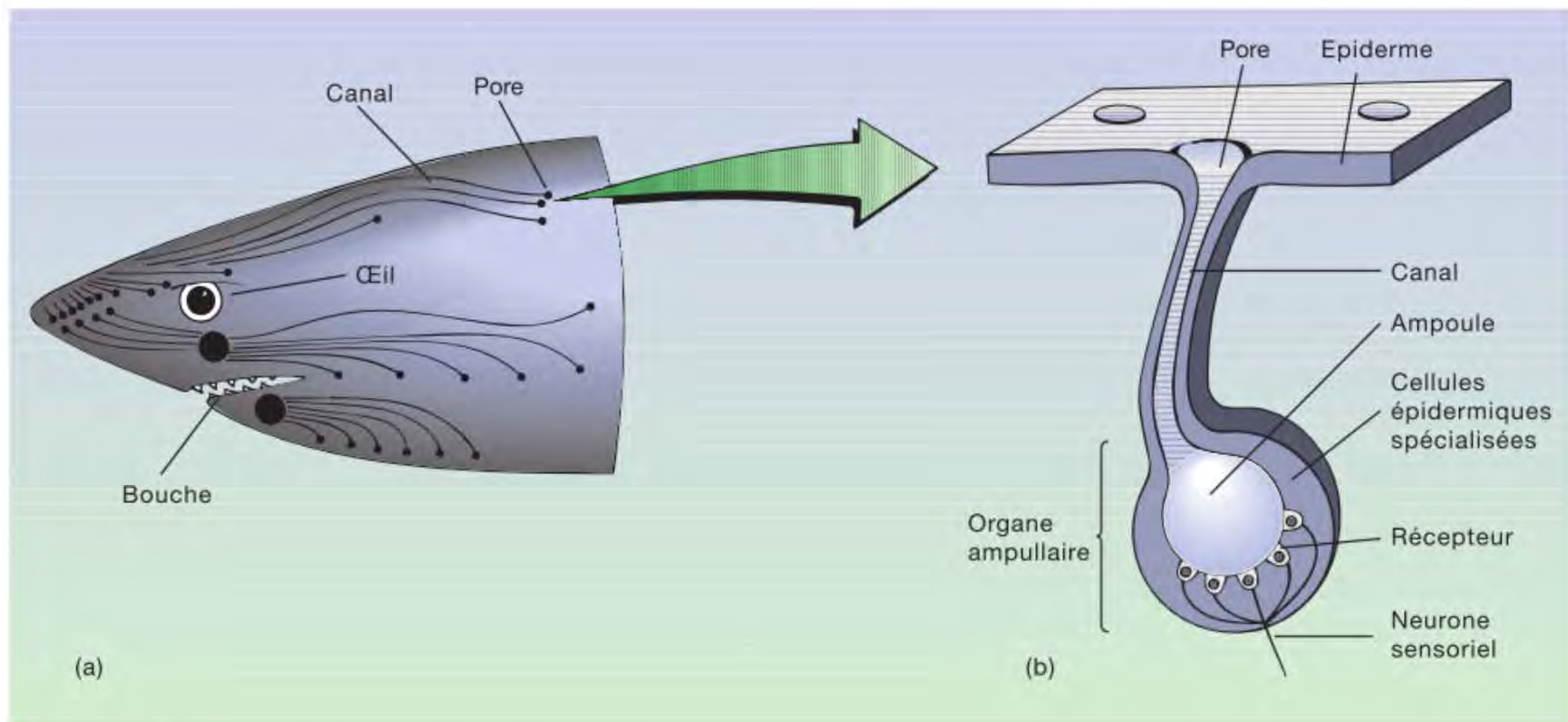



**FIGURE 24.19**

**Système de la ligne latérale et de la sensibilité électrique.** (*a*) Chez les poissons agnathes et gnathostomes ainsi que chez les amphibiens, les électrorécepteurs sont dans l'épiderme des deux côtés de la tête et du corps. (*b*) Les pores du système de la ligne latérale donnent dans des canaux qui se connectent à l'organe ampullaire, site de l'électroréception et de la production du potentiel générateur.

turbulentes ou ténébreuses, là où la vision est de peu d'utilité. De fait, certains poissons génèrent des champs électriques et utilisent ensuite leurs électrorécepteurs (électrocommunication) pour détecter les distorsions de ces champs occasionnés par les objets environnants. Cela permet à ces poissons de naviguer dans les eaux obscures et agitées.

## Système de la ligne latérale et mécanoréception

Un **mécanorécepteur** est stimulé par des pressions mécaniques ou des distorsions (par exemple ondes sonores, toucher ou contractions musculaires). Le système de la ligne latérale des cyclostomes, des requins, de certains poissons plus évolués et des amphibiens aquatiques comprend différentes sortes de cellules mécanoréceptrices ciliées appelées **neuromastes**. Les neuromastes sont localisés dans des puits distribués le long du corps, mais pas dans la tête (Figure 24.20*a*, *b*). Tous les neuromastes répondent à des perturbations ou des déplacements locaux de l'eau. Quand l'eau près de la ligne latérale est mise en mouvement, elle déplace l'eau des puits et les cils des cellules entraînant l'apparition d'un potentiel générateur dans les neurones sensoriels associés (Figure 24.20*c*). Ainsi, l'animal peut détecter la direction et la force des courants d'eau et le mouvement des autres animaux ou des proies dans l'eau. Par exemple, ce sens permet à la truite de s'orienter avec la tête à contre-courant.

## Audition et équilibre dans l'air

L'audition dut être initialement un sens important pour les vertébrés pour les alerter d'une activité potentiellement dangereuse proche ou éloignée. Il devint aussi important dans la recherche de la nourriture et des partenaires sexuels et dans la communication. L'audition et l'équilibre sont considérés ensemble, car les deux sont assurés par le même organe, l'oreille. L'oreille de vertébré, en effet, est composée de deux unités fonctionnelles : (1) l'appareil auditif, support de l'ouïe (représenté par la cochlée N. d. T.) (2) l'appareil vestibulaire (canaux semi-circulaires), support de la posture et de l'équilibre.

Le son résulte d'un transfert d'énergie à travers un milieu, air ou eau, sous la forme de vagues de pression. L'audition dans l'air pose de sérieux problèmes pour les vertébrés, car les transformateurs de l'oreille moyenne sont des senseurs qui répondent à la pression des vibrations sonores, mais, dans l'air, les sons produisent moins de 0,1 % de la pression qu'ils produisent dans l'eau. L'adaptation à l'audition dans l'air a donc dépendu de l'évolution d'un transformateur acoustique qui incorpore une membrane fine, tendue, appelée membrane du tympan, membrane tympanique ou tympan exposée à l'air.

Le tympan est apparu, en premier, chez les amphibiens. L'oreille des anoures (grenouilles) est constituée d'un tympan, d'une oreille moyenne et d'une oreille interne (Figure 24.21). Le tympan est une partie modifiée du tégument tendue sur un anneau cartilagineux. Il vibre en réponse aux sons et transmet ses mouvements à l'oreille moyenne, une chambre située sous le tympan. Contre le tympan s'appuie un ossicule (un petit os ou une structure osseuse) appelé columelle ou stapes. Son extrémité opposée est en relation avec la membrane de la fenêtre ovale, tendue entre les oreilles moyenne et interne. Les sons de hautes fréquences (1 000 à 5 000 Hz) frappent le tympan et sont transmis à travers l'oreille moyenne via la columelle et provoque des vagues de pression dans le fluide de l'oreille interne dont les déplacements stimulent les cellules réceptrices de la cochlée, réduite. Un deuxième ossicule, l'opercule, s'appuie également sur la fenêtre ovale. Les vibrations du substrat, transmises par les membres antérieurs et la ceinture pectorale le font également vibrer. Les vagues de pression qui en résultent stimulent un second jeu de cellules réceptrices sensorielles qui sont sensibles aux sons de basses fréquences (100 à 1 000 Hz). Les muscles attachés à l'opercule et à la columelle peuvent bloquer

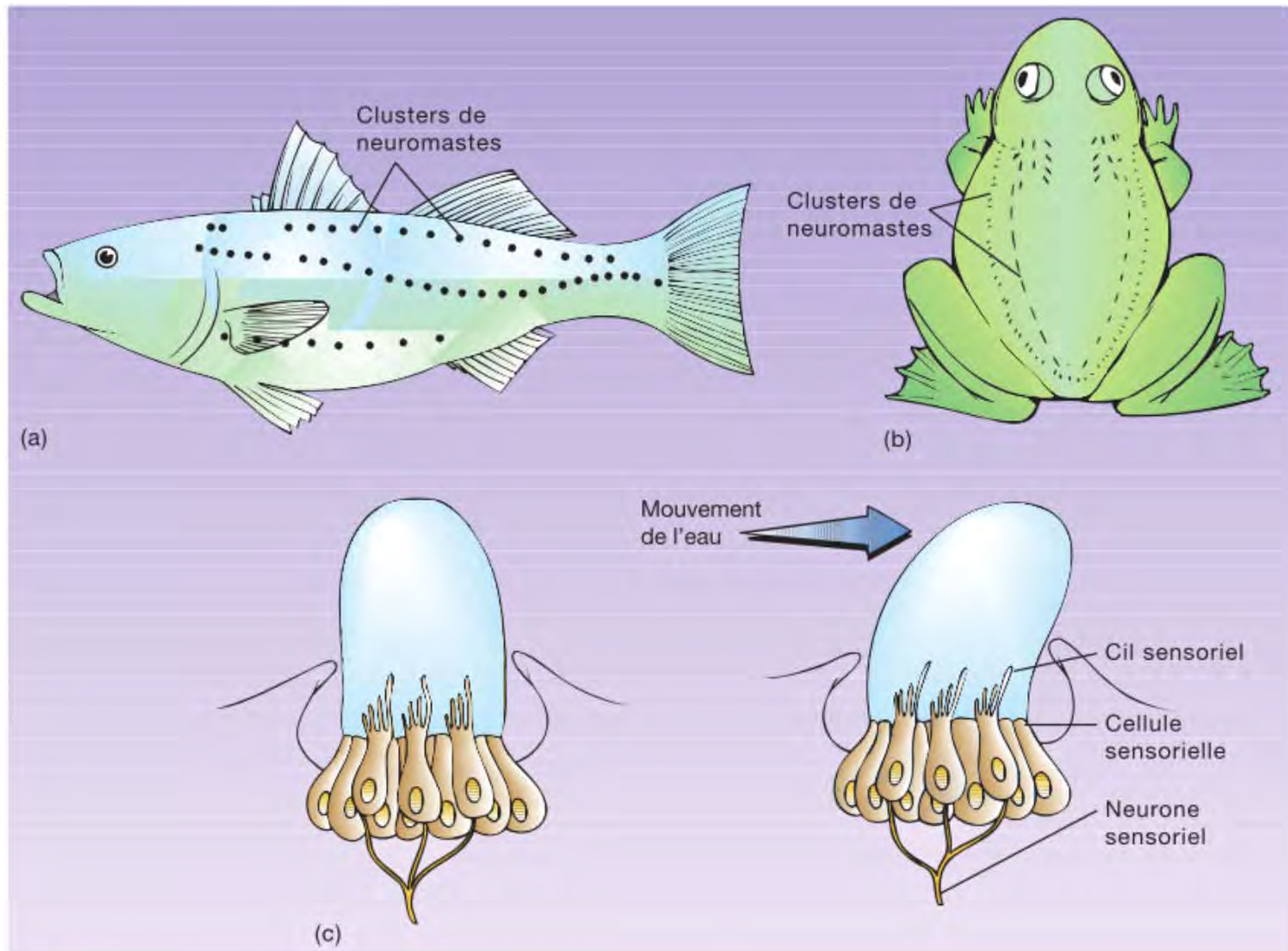



**FIGURE 24.20**

**Système de la ligne latérale et mécanoréception.** Le système de la ligne latérale d'un poisson osseux (*a*) et d'une grenouille (*b*), montrant la répartition des clusters de neuromastes. (*c*) Modalités de la stimulation des neuromastes. Le mouvement de l'eau (flèche bleue) force la structure qui coiffe un groupe de neuromastes à se courber ou se déformer, déformant à son tour les cils des neuromastes et entraînant la production d'un potentiel générateur. Le potentiel générateur est converti en potentiel d'action au niveau des neurones sensoriels.

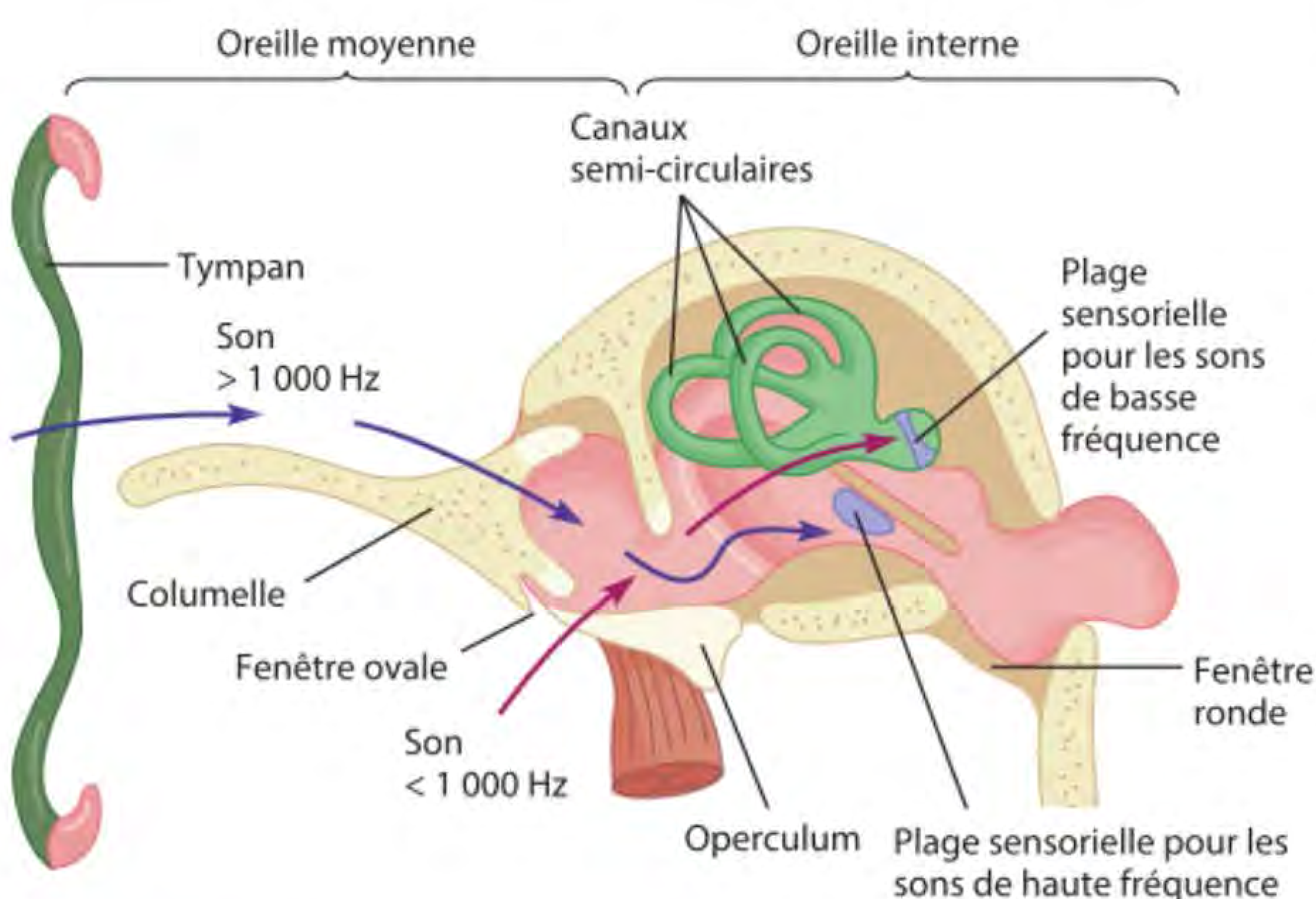



**FIGURE 24.21**

**Oreille d'un Anoure (vue postérieure).** Les flèches rouges montrent le chemin suivi par les sons de basse fréquence, via l'opercule. Les flèches bleu foncé montrent celui suivi par les sons de haute fréquence, via la columelle (stapes).

un ou les deux ossicules permettant à la grenouille de discriminer les sons de hautes ou de basses fréquences. Le mécanisme est adaptatif, car les grenouilles utilisent les unes ou les autres selon les circonstances. Par exemple, les appels pour l'accouplement sont de hautes fréquences et jouent un rôle important pendant une partie de l'année (saison de la reproduction). À d'autres moments, les sons de basses fréquences avertissent de l'approche de prédateurs.

Les salamandres n'ont pas de tympan ni d'oreille moyenne. Elles vivent dans les courants d'eau, les mares, les grottes et sous la litière de feuilles. Elles n'émettent pas d'appels pour l'accouplement et les seuls sons qu'elles entendent sont probablement transmis par le substratum et le crâne à l'oreille interne.

Le sens statique et de l'équilibre chez les amphibiens implique les canaux semi-circulaires. Ces canaux permettent de détecter les mouvements rotationnels et la gravité. Ces canaux, qui fonctionnent de la même façon chez tous les vertébrés, sont traités plus loin, dans la section qui concerne l'oreille humaine.

La structure des oreilles des reptiles est très variable. Ainsi, les serpents n'ont pas de tympan et de cavité sous-tympanique. Un os de la mâchoire s'articule avec le stapes et reçoit les vibrations du substratum. Chez d'autres reptiles, un tympan est présent à la surface ou au fond d'une petite dépression de la tête. L'oreille interne des reptiles est organisée comme chez les amphibiens (la cochlée, toutefois, est plus développée N. d. T.).

L'ouïe est bien développée chez la plupart des oiseaux. Des plumes délicates et détachées couvrent l'ouverture de l'oreille externe. Les structures moyenne et interne de l'oreille sont similaires à celles des reptiles (mais la cochlée est beaucoup plus développée N. d. T.).

Le sens auditif était également important chez les premiers mammifères. Les adaptations se sont traduites par l'individualisation d'un pavillon (auricule) et d'un conduit auditif externe

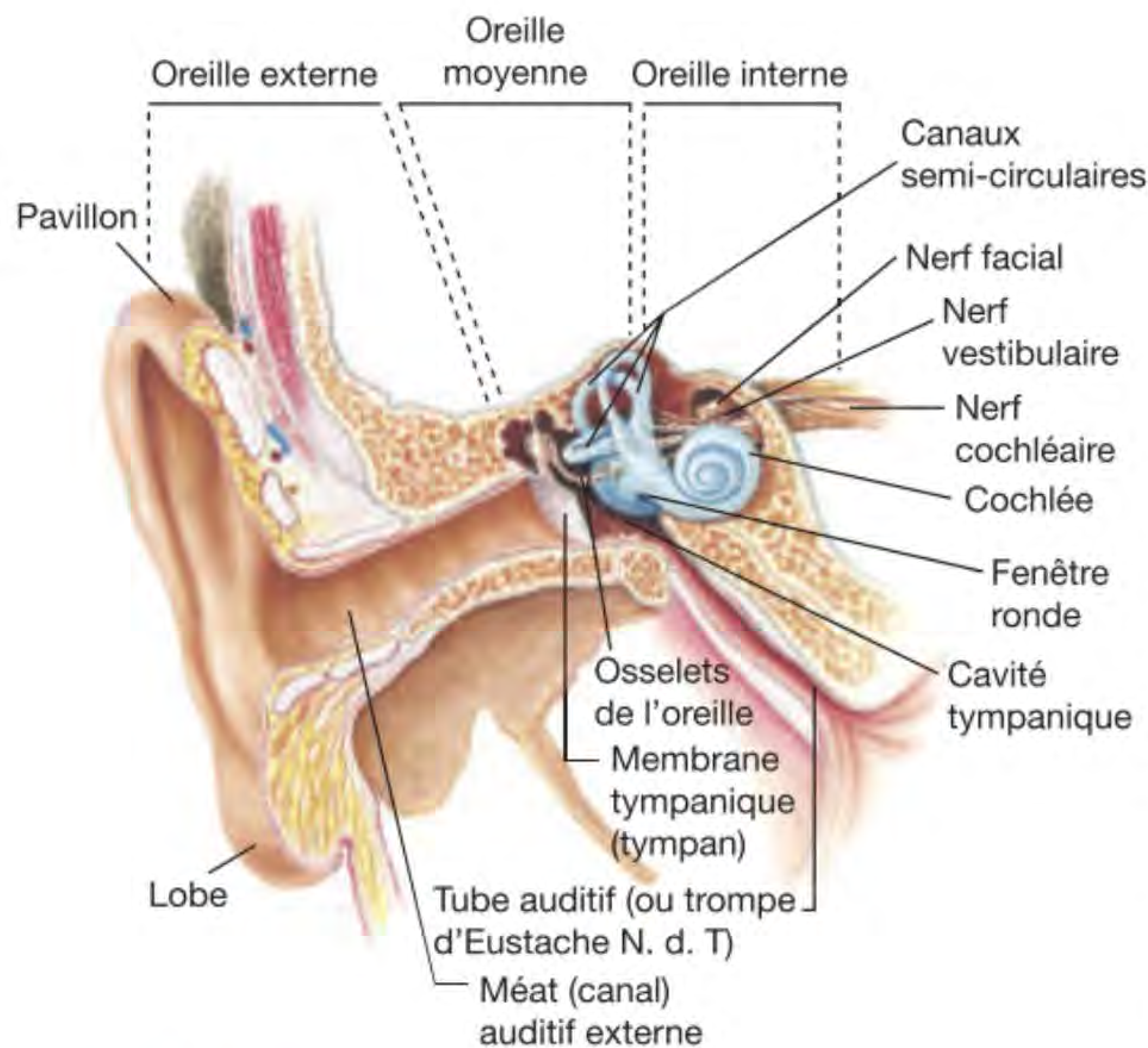



**FIGURE 24.22**

**Anatomie de l'oreille humaine.** Noter les régions externe, moyenne et interne. L'oreille interne comprend les canaux semi-circulaires, impliqués dans l'équilibre et la cochlée, organe de l'audition.

aboutissant au tympan en relation avec l'oreille moyenne. Chez les mammifères, la cochlée s'allonge et s'enroule en hélice. La surface sensorielle devient plus importante et donne aux mammifères une plus grande sensibilité à la hauteur et au volume du son que chez les autres tétrapodes. Chez tous les mammifères, la structure et la fonction de l'oreille sont basiquement les mêmes. L'oreille de l'homme peut donc être prise comme exemple.

L'oreille humaine comprend trois parties : l'oreille externe, l'oreille moyenne et l'oreille interne. L'oreille externe est composée du pavillon auquel fait suite le conduit auditif externe (Figure 24.22). L'oreille moyenne s'étend du tympan à l'intérieur du crâne, au niveau de deux petites ouvertures membraneuses, les fenêtres ovale et ronde. Elle renferme trois osselets, le malleus (marteau), l'incus (enclume) et le stapes (étrier), ainsi appelés en fonction de leurs formes. Le malleus adhère à la membrane tympanique et est connecté à l'incus. L'incus est en connection avec le stapes qui adhère à la fenêtre ovale. Le tube auditif ou trompe d'Eustache fait communiquer l'oreille moyenne avec la région nasopharyngienne et égalise la pression de l'air entre l'oreille moyenne et la gorge.

L'oreille interne a trois composants. Les deux premiers, le vestibule et les canaux semi-circulaires, sont impliqués dans l'équilibre et le troisième, la cochlée, dans l'audition. Les canaux circulaires, au nombre de trois, sont disposés de telle sorte que chacun d'eux occupe un plan de l'espace. Le processus mis en jeu dans la réception des sons peut être résumé comme suit :

1. Les ondes sonores entrent par l'oreille externe et créent des vagues de pression qui atteignent la membrane tympanique. Ces vagues font vibrer le tympan qui déplace le malleus. Le malleus connecté à l'incus fait vibrer celui-ci à son tour.
2. L'incus pousse l'étrier qui s'appuie sur la fenêtre ovale.
3. Les mouvements de la fenêtre ovale entraînent des changements de pression qui font vibrer le fluide à l'intérieur de l'oreille interne. Ces vibrations sont transmises à la membrane basilaire qui vibre de façon synchrone à l'onde de pression.
4. Les cils des cellules réceptrices de l'organe de Corti, qui sont au contact de la membrane tectoriale qui le surplombe se courbent et se redressent, engendrant un potentiel gradué qui conduit à un potentiel d'action. Celui-ci est transmis au cerveau pour être interprété en empruntant la voie du nerf vestibulo-cochléaire.
5. La dissipation des vibrations du fluide cochléaire dépend des mouvements de la fenêtre ronde.

Les êtres humains ne sont pas capables d'entendre des sons de hauteur faible (la hauteur ou ton d'un son est déterminée par la fréquence des vibrations), inférieure à 20 cycles par seconde alors que d'autres vertébrés ont cette capacité. Les jeunes enfants sont sensibles à des hauteurs de son supérieures à 20 000 cycles par seconde, mais cette faculté décroît avec l'âge. D'autres vertébrés sont sensibles à des sons de fréquences beaucoup plus élevées. Les chiens, par exemple, peuvent détecter facilement des sons dont la fréquence est de 40 000 par seconde. Ainsi les chiens peuvent entendre des coups de sifflet aigus inaudibles pour l'homme.

Le sens de l'équilibre se décompose en deux. L'équilibre statique fait référence à la détection d'un mouvement dans un plan (vertical ou horizontal) et l'équilibre dynamique à un mouvement angulaire et/ou rotationnel.

Quand le corps est au repos, les otolithes des canaux semi-circulaires reposent sur les cellules ciliées (Figure 24.23*a*). Quand la tête ou le corps fait un mouvement horizontal ou vertical, les granules sont déplacés et le matériel gélatineux s'incline d'un côté (Figure 24.23*b*). Les cils se courbent légèrement et les cellules ciliées engendrent un potentiel gradué puis des potentiels d'action. Un mouvement continu du fluide dans les canaux semi-circulaires peut entraîner des nausées ou le mal de mer chez les êtres humains.




## Audition et équilibre dans l'eau

Chez les poissons osseux, les récepteurs de l'équilibre et de l'audition sont dans l'oreille interne et ils fonctionnent comme chez les autres vertébrés (Figure 24.24). Les canaux semi-circulaires détectent ainsi les mouvements rotationnels et d'autres plages sensorielles participent à l'équilibre en détectant la force de la gravité. Les poissons étant dépourvus d'oreille externe et/ou d'oreille moyenne les vibrations de l'eau sont transmises à l'oreille interne à travers les os du crâne. Quelques poissons ont des chaînes d'osselets osseux (osselets de Weber) qui font le lien entre la vessie natatoire et l'oreille interne. Les vibrations qui heurtent les poissons sont ainsi amplifiées par la vessie natatoire et envoyées au crâne via les osselets.

## Senseurs de la peau aux stimuli nocifs

Les récepteurs de la douleur sont des terminaisons sensorielles dénudées présentes à différents niveaux du corps des mammifères à l'exception du cerveau et des intestins. Ces terminaisons sont encore appelées **nocicepteurs** (L. *nocere*, endommager + récepteur). Une chaleur excessive, le froid, des composés chimiques irritants et des stimuli mécaniques puissants (pénétration par exemple) peuvent entraîner une réponse des nocicepteurs qui est interprétée

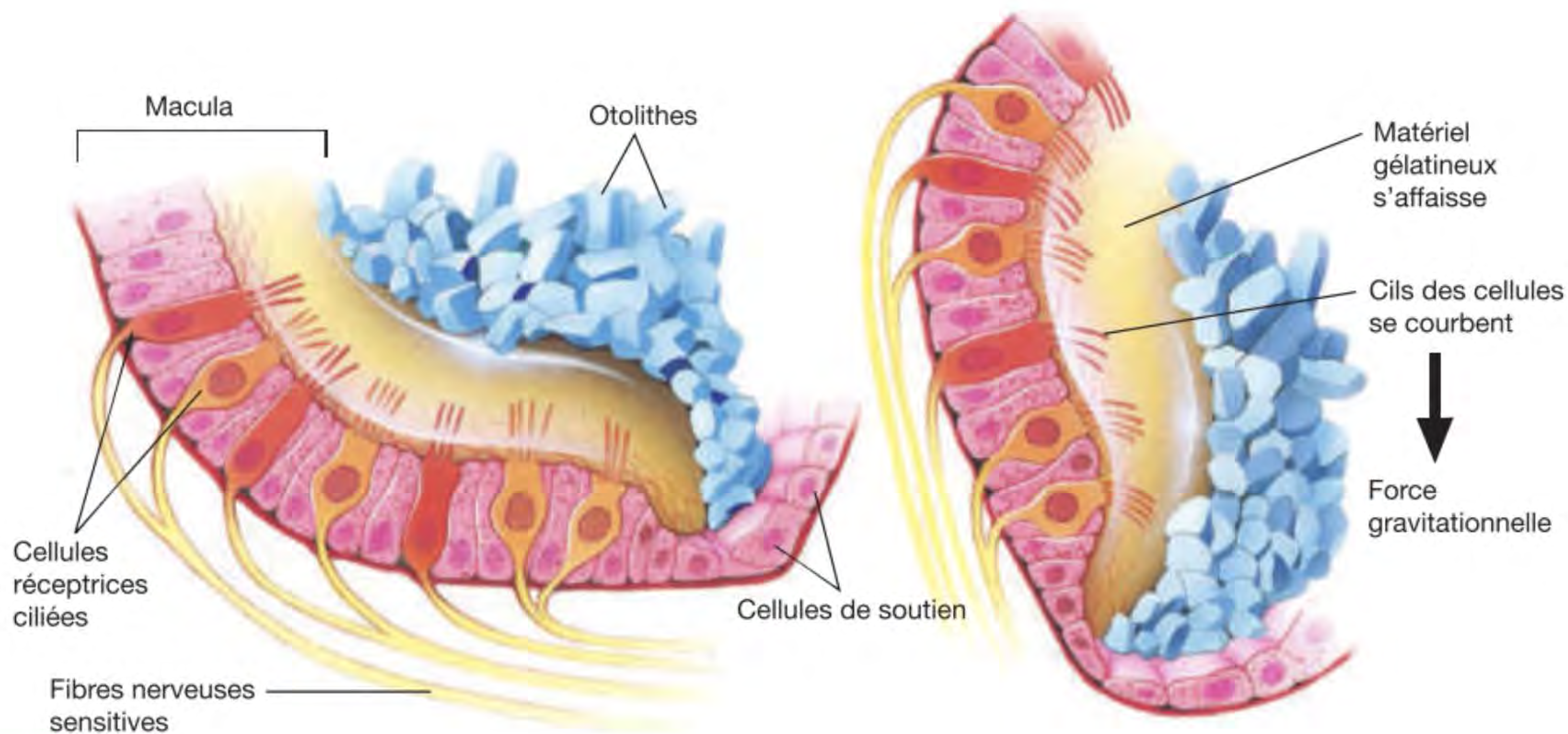



**FIGURE 24.23**

**Equilibre statique (balance).** Les cellules ciliées de l'utricule et du saccule répondent à des mouvements latéraux et de bas en haut. (*a*) Quand la tête est droite, les otolithes sont en équilibre sur les cils des cellules réceptrices. (*b*) Quand la tête se penche vers l'avant, les otolithes se déplacent et les cils des cellules réceptrices se courbent. Cette déformation est à l'origine d'un potentiel générateur.

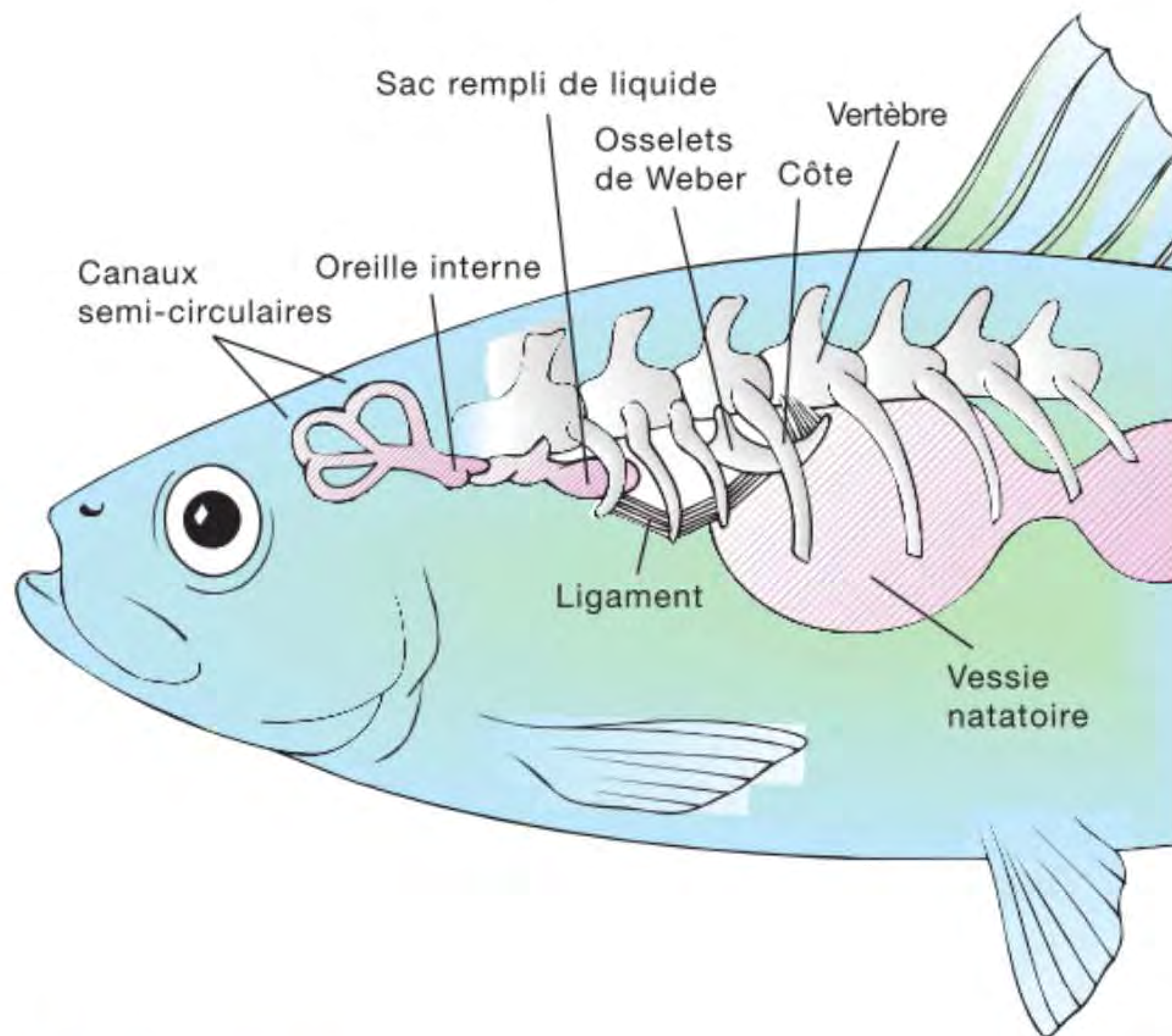



**FIGURE 24.24**

**Oreille interne d'un poisson osseux.** Les vagues sonores qui entrent par la bouche sont transmises au gaz de la vessie natatoire provoquant sa dilatation ou sa contraction aux fréquences et amplitudes des vagues de sons. Au contact de la vessie natatoire se trouve un jeu de petits osselets (osselets de Weber) suspendus par des ligaments et qui vibrent aux mêmes fréquences. Ces vibrations sont transmises à l'oreille interne par l'intermédiaire d'un sac rempli de liquide.

au niveau du cerveau comme sensation douloureuse ou démangeaison. La structure et la physiologie des nocicepteurs sont peu connues.

## Senseurs de la peau à la chaleur et au froid

Les senseurs de la température (**thermorécepteurs**) sont aussi des terminaisons nerveuses dénudées. Les thermorécepteurs sont localisés dans l'épiderme ou dans le derme. Les mammifères ont des aires distinctes sensibles au froid ou au chaud. Ces aires sont appelées points froids ou chauds. Un point est défini comme une petite surface de peau qui, lorsqu'elle est stimulée, donne une sensation de chaud ou de froid. Les récepteurs au froid répondent à des températures inférieures à la température de la peau, les récepteurs au chaud à des températures qui lui sont supérieures. Les matériaux qui entrent en contact avec la peau doivent être chauds ou froids pour produire des sensations thermiques. Par exemple, un métal qui est placé sur la peau absorbe de la chaleur entraîne une sensation de froideur. Du bois placé sur la peau absorbe moins de chaleur et, en conséquence, est ressenti comme plus chaud que le métal.

La capacité à détecter les changements de température est bien développée chez de nombreux animaux. Par exemple les crotales (serpents à sonnettes) et les autres vipères à fossette ont des **fossettes ou organes en fossettes** de chaque côté de la face, entre l'œil et la narine (Figure 24.25). Ces dépressions sont bordées par un épithélium sensoriel contenant des cellules réceptrices sensibles à des températures différentes de celle des environs du serpent (sensibilité aux infrarouges). Les serpents utilisent ces organes pour détecter les proies à sang chaud.

## Senseurs de la peau aux stimuli mécaniques

Beaucoup d'animaux font appel aux stimuli tactiles (sens du toucher) pour obtenir des informations sur leur environnement. Les mécanorécepteurs de la peau de vertébré détectent des stimuli que le cerveau interprète comme toucher léger, pression et vibration.

Le toucher léger est perçu lorsque la peau est touchée sans être fortement déformée. Les récepteurs du toucher léger comprennent les **terminaisons nerveuses libres et dénudées** ainsi que




**FIGURE 24.25**

**Thermoréception.** Un serpent à sonnettes (*Crotalus vergrandis*) a un organe en fossette entre l'œil et la narine qui détecte la chaleur et permet au serpent de localiser une proie à sang chaud dans le noir.

les **corpuscules tactiles (de Meissner)**. Les terminaisons nerveuses sont les récepteurs les plus largement distribués dans le corps de vertébré et sont impliquées dans la réception des stimuli douloureux et thermiques, comme cela a été décrit précédemment, mais aussi le toucher léger. Les **bulbes de Krause** sont des mécanorécepteurs, trouvés dans le derme de certaines parties du corps, qui répondent à des stimuli physiques comme les changements de position. D'autres récepteurs, sensibles à la pression, sont les **corpuscules de Pacini** et les **organes de Ruffini**.

Beaucoup de mammifères ont des poils sensoriels spécialisés appelés **vibrisses** localisés sur les poignets, le museau et les sourcils (les moustaches des chats par exemple). Tout autour de la base de chaque vibrisse se trouve un sinus sanguin. Les nerfs qui bordent le sinus transportent des messages nerveux issus de plusieurs sortes de mécanorécepteurs vers le cerveau pour y être interprétés.

## Echolocation

Les chauves-souris, les musaraignes et plusieurs oiseaux des cavernes (oiseau à huile ou guacharo, salangane des cavernes), baleines et dauphins peuvent déterminer la distance et la profondeur par une forme d'écholocation appelée **sonar (biosonar)**. Ces animaux émettent des sons de haute fréquence et apprécient le temps de retour après réflexion sur des objets de l'environnement. Les chauves-souris, par exemple, émettent des bruits secs qui durent 2 à 3 millisecondes et sont répétés plusieurs centaines de fois par seconde. L'écho de retour créé quand un papillon de nuit ou un autre insecte vole au voisinage fournit une information suffisante pour que la chauve-souris localise et attrape sa proie. La représentation tridimensionnelle que ce système auditif procure est vraiment très sophistiquée.

## Odeur

Le sens de l'odeur ou **olfaction** (L. *olere*, sentir + *facere*, faire) a pour supports des neurones olfactifs (cellules réceptrices) localisés dans le toit de la cavité nasale des vertébrés (Figure 24.26). Ces cellules, qui sont des extrémités spécialisées du nerf olfactif (première paire de nerfs crâniens), se situent parmi les cellules épithéliales de soutien. Elles sont densément regroupées, par exemple, un chien a plus de 40 millions de cellules réceptrices olfactives par centimètre carré. Chaque cellule olfactive se termine par une touffe de cils contenant les sites récepteurs pour des composés chimiques variés. Il est intéressant de signaler que les



## Que savons-nous sur les mécanismes de l'écholocation que les chauve-souris utilisent pour repérer et capturer leurs proies ?

Vers la fin du dix-huitième siècle, le naturaliste Italien Lazzaro Spallanzani découvrait que les chauves-souris utilisaient l'écholocation. En obturant les oreilles d'une chauve-souris, il perturbait sa capacité à naviguer dans la nuit. Dans les années 1930, Donald Griffin et Robert Galambos de l'Université de Harvard exploitèrent les possibilités offertes par un nouvel équipement acoustique et la photographie à haute vitesse pour prouver que les chauves-souris émettaient des cris ultrasoniques et utilisaient les échos de ces sons pour « voir dans le noir ».

Les scientifiques savent maintenant que des modifications morphologiques et neuronales sont associées à la détection des échos. Par exemple, le museau de la chauve-souris est couvert de replis complexes et les narines sont espacées pour produire un effet mégaphone. Le pavillon des oreilles est très large pour mieux capter les échos. La membrane tympanique et les osselets de l'oreille moyenne sont petits et légers pour transmettre la pression du son avec haute fidélité même pour les fréquences élevées. Durant l'émission des sons, des muscles contrôlant les osselets se contractent brièvement de manière à réduire la sensibilité de l'oreille. Des sinus sanguins, du tissu adipeux et du tissu conjonctif isolent l'oreille interne du crâne, réduisant la transmission du son de la bouche à l'oreille interne. Enfin, les centres auditifs occupent une place importante dans le cerveau des chauves-souris et sont capables d'interpréter les signaux auditifs et, à travers le processus de calcul neuronal, construire une représentation spatiale du monde extérieur.

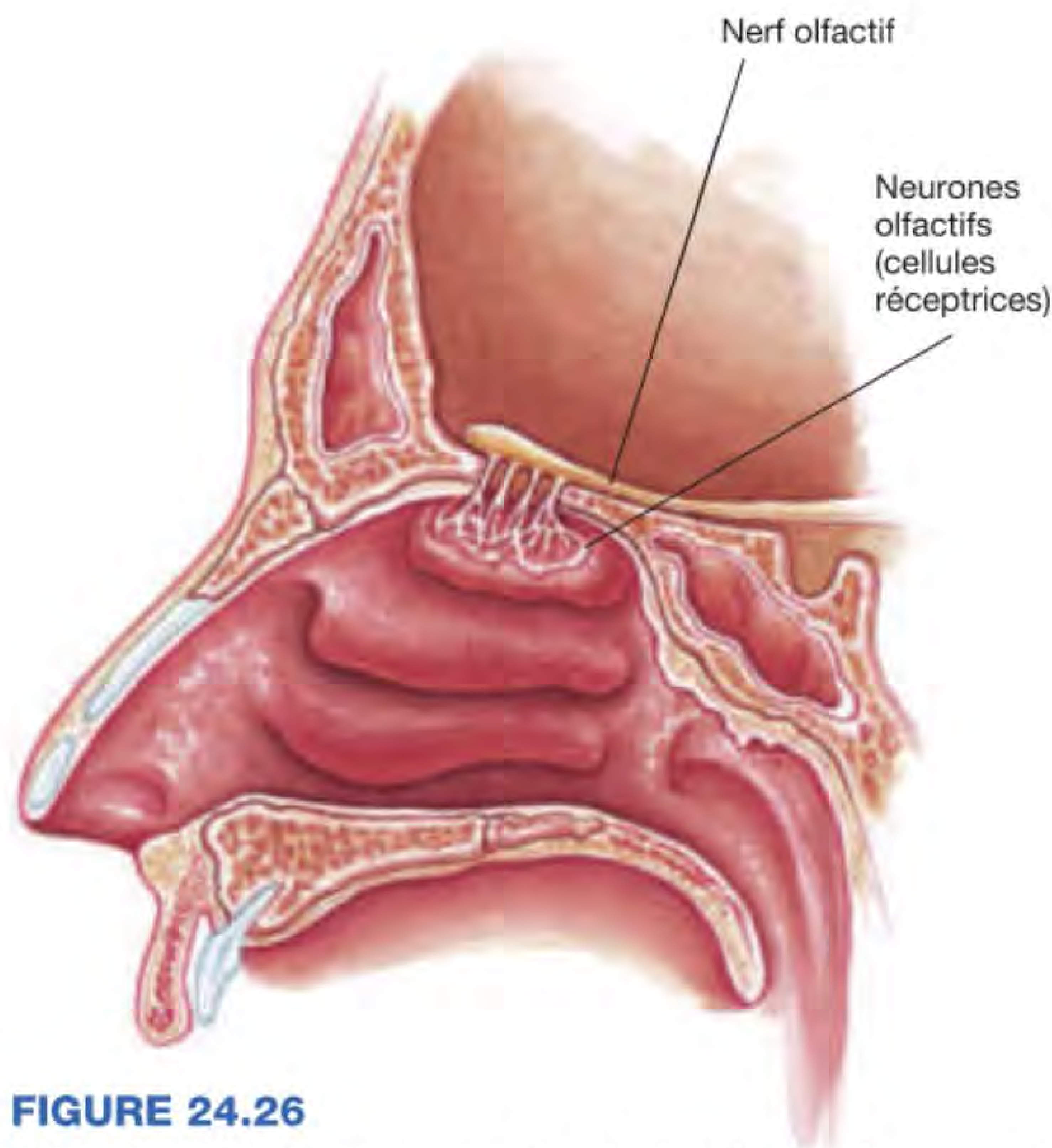



**FIGURE 24.26**

**Odeur.** Position des récepteurs olfactifs dans la voie de passage nasale humaine. Les cellules épithéliales columnaires supportent les cellules réceptrices qui ont de longs processus (analogues à des dendrites) terminés par des cils et projetés dans le mucus qui recouvre la cavité nasale. Quand les substances chimiques présentes dans l'air stimulent les cellules réceptrices, les nerfs olfactifs conduisent les impulsions nerveuses au cerveau.

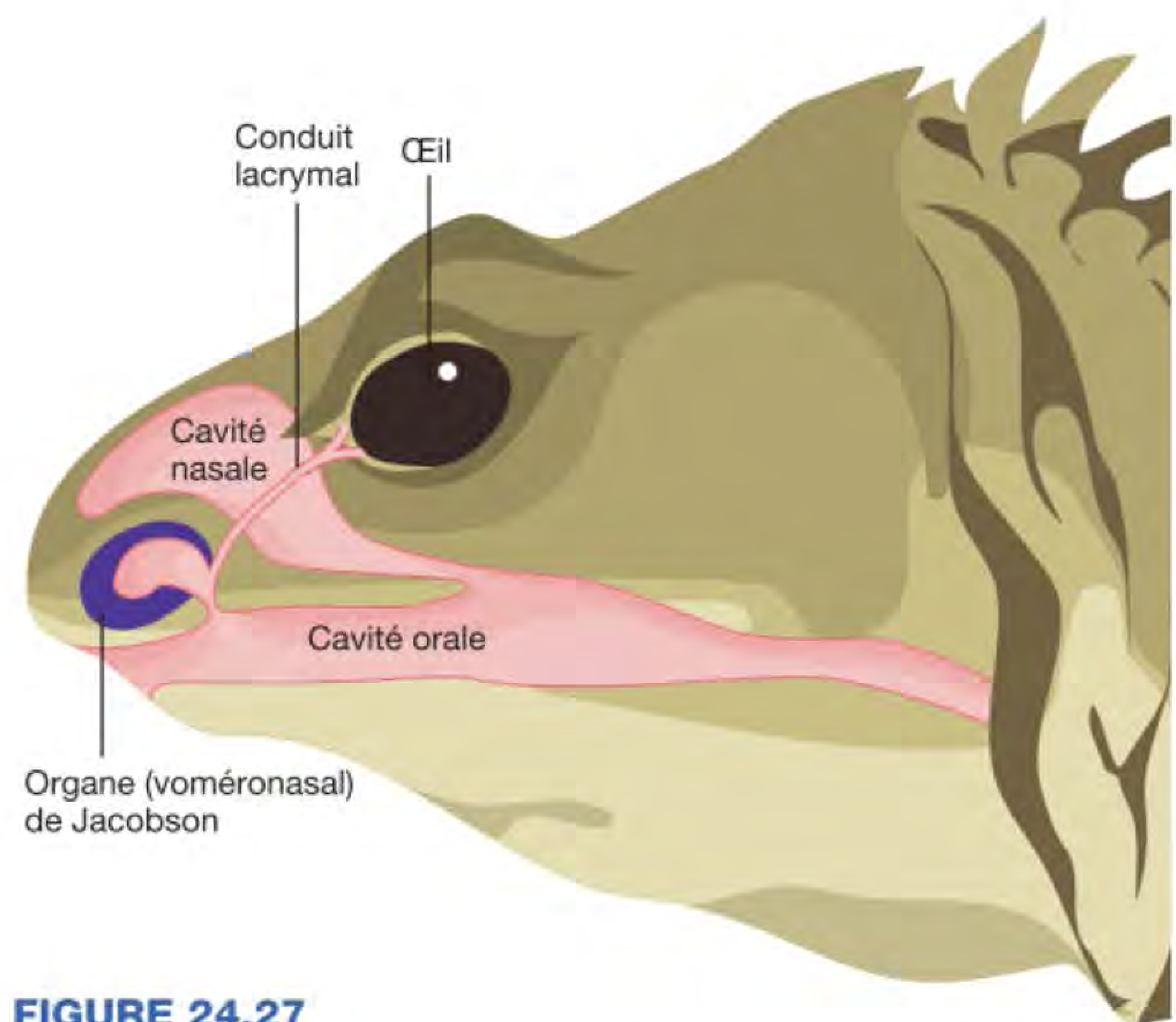



**FIGURE 24.27**

**Odeur.** Relations anatomiques de l'organe voméronasal de Jacobson chez un lézard type. Seul l'organe gauche le long de la cavité nasale est montré. L'organe de Jacobson est une structure sphérique dont la partie ventrale est invaginée en une structure sphérique qui a la forme d'un champignon. Un canal étroit relie l'organe à la cavité orale. Chez beaucoup de lézards, le liquide en provenance de l'œil par le canal lacrymal peut apporter des molécules odorantes au contact de l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson.

récepteurs olfactifs sont régulièrement remplacés. C'est une exception à la règle habituelle (chez l'homme et les autres mammifères) selon laquelle les neurones ont une durée de vie déterminée et qu'ils ne sont pas remplacés (cette règle est actuellement mise en défaut par la découverte de cellules souches neurales N. d. T.).

Pour qu'une odeur soit détectée, les molécules de la substance doivent d'abord diffuser dans l'air puis passer dans la région olfactive. Une fois à ce niveau, les molécules se dissolvent dans le mucus imprégné d'eau puis se fixent sur les sites récepteurs spécifiques. Les protéines du mucus peuvent interagir avec les molécules odorantes, les transportant vers les récepteurs et facilitant leur fixation.

Bien qu'il y ait plusieurs milliers de cellules réceptrices, chacune d'elles ne renferme qu'un ou quelques-uns seulement du millier de types de récepteurs différents. Chaque type répond à une substance chimique spécifique appartenant à un groupe de molécules odorantes. Chaque odeur a des groupes chimiques spécifiques qui la distinguent des autres odeurs et chacun de ces groupes active un type différent de récepteur plasmatique. Une telle interaction modifie la perméabilité membranaire et entraîne l'apparition d'un potentiel générateur.

Chez la plupart des poissons, des ouvertures du museau (narines externes) conduisent aux récepteurs olfactifs. Une recherche récente a révélé que, chez certains poissons, l'olfaction jouait un rôle très important. Par exemple, les saumons et les lamproies retournent pondre dans les mêmes ruisseaux que ceux dans lesquels ils ont éclos des années plus tôt. Les migrations vers ces ruisseaux se font souvent sur des centaines de miles et sont guidées par la perception des odeurs caractéristiques de ces lieux de ponte.

L'olfaction est également un sens important pour beaucoup d'amphibiens. Il intervient dans la reconnaissance des partenaires sexuels, ainsi que dans la détection des substances nocives et dans la localisation de la nourriture.

L'olfaction est un sens plus développé chez les reptiles que chez les amphibiens. En plus d'avoir un épithélium olfactif plus développé, la plupart des reptiles (à l'exception des crocodiliens) possèdent des poches aveugles qui s'ouvrent dans la bouche. Ces poches, ou **organes voméronasaux de Jacobson**, sont bien développées chez les serpents et les lézards (Figure 24.27). Les langues protrusibles et fourchues des serpents et des lézards sont des organes olfactifs accessoires utilisés pour prélever les substances chimiques de l'air. La langue est projetée à l'extérieur puis rentrée et amenée au contact des organes de Jacobson qui perçoivent les molécules odorantes. Les tortues et le tuatara utilisent les organes de Jacobson pour goûter les objets maintenus dans la bouche.

L'olfaction joue apparemment un rôle mineur dans la vie de la plupart des oiseaux. Les narines externes s'ouvrent près de la base du bec, mais l'épithélium olfactif est peu développé. Les vautours font exception, car ils détectent par l'odeur les proies mortes et en cours de décomposition.

Beaucoup de mammifères peuvent percevoir les stimuli olfactifs sur de grandes distances de jour comme de nuit. L'olfaction leur permet de localiser la nourriture, de reconnaître les membres de la même espèce, et d'échapper aux prédateurs. Les **phéromones** constituent une classe particulière de stimuli environnementaux. Ce sont des signaux chimiques par l'intermédiaire desquels l'individu qui les émet modifie le comportement d'autres individus de la même espèce. Elles jouent un rôle important dans le maintien des hiérarchies sociales et la stimulation de la reproduction de beaucoup d'animaux (*voir Figure 25.1 et Tableau 15.2*).

## Goût

Les récepteurs du goût ou de la **gustation** (L. *gustus*, goûter), font partie des chémorécepteurs. Ils peuvent être localisés à la surface du

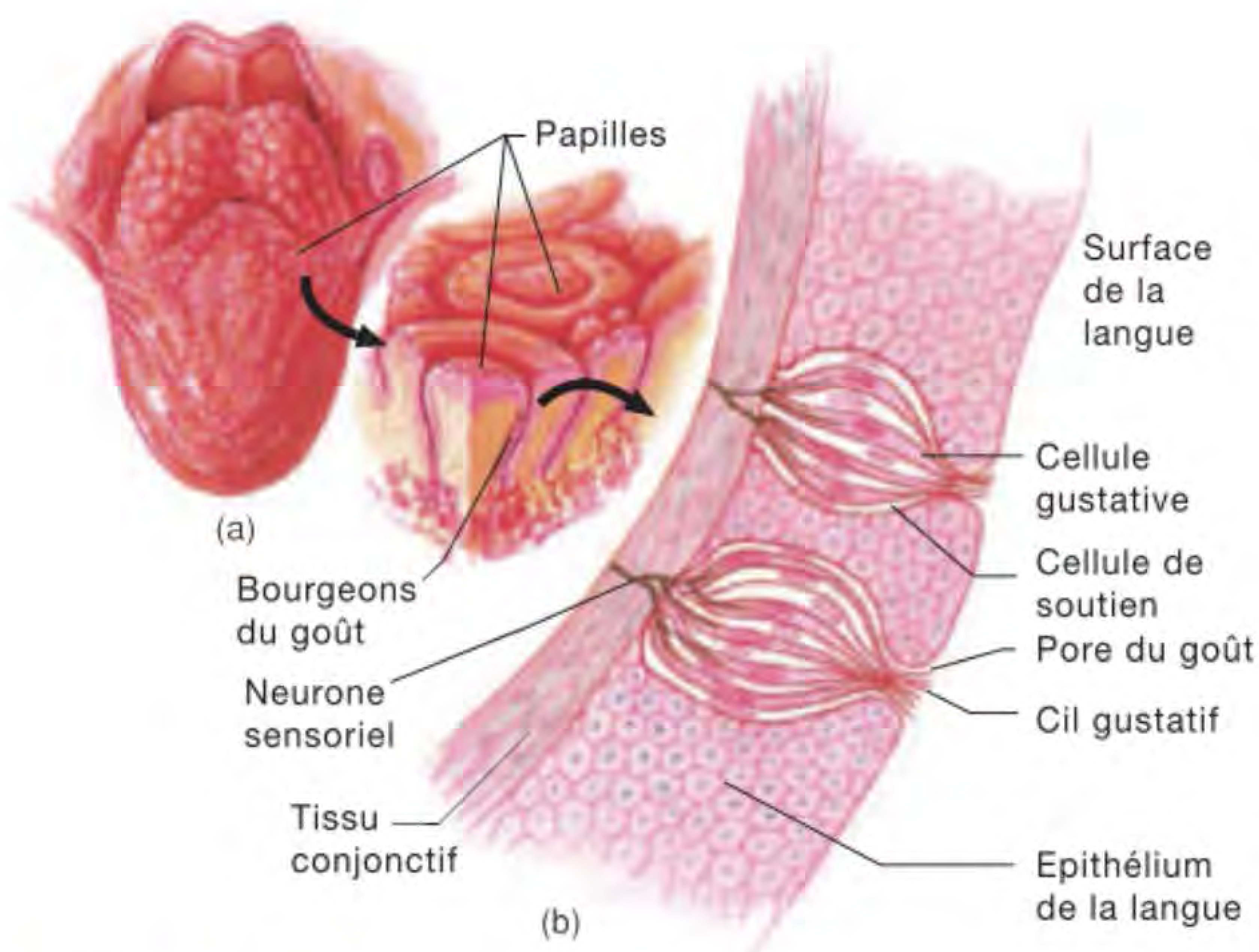



**FIGURE 24.28**

**Goût.** (*a*) Vue de la surface d'une langue humaine montrant les nombreuses papilles et les multiples bourgeons du goût entre les papilles. (*b*) Les cellules de soutien encapsulent les cellules gustatives et les cils gustatifs qui leur sont associés.

corps de l'animal, dans la bouche ou dans la gorge. Par exemple, la surface de la langue des mammifères est recouverte de nombreuses petites protubérances qui portent le nom de papilles. Les papilles donnent à la langue son apparence « cahoteuse » (Figure 24.28*a*). Dans les crevasses, entre les papilles, se localisent des milliards de récepteurs spécialisés désignés sous le nom de **bourgeons gustatifs** (Figure 24.28*b*). Les bourgeons gustatifs sont des regroupements en forme de tonnelets de cellules réceptrices gustatives et de cellules de soutien agencées de façon alternative comme les tranches d'une orange. Les cellules réceptrices portent des cils qui font saillie au niveau d'une petite ouverture appelée pore du goût. Des neurones sensoriels sont associés aux extrémités basales des cellules réceptrices.


**Animation**
Goût

Les cinq sensations gustatives généralement identifiées sont le doux (sucres), l'aigre (acides), l'amer (alkaloïdes), le salé (électrolytes) et l'umami (terme Japonais pour « savoureux », et faisant référence à une saveur de viande stimulée par l'acide aminé glutamate et le monosodium de glutamate, un exhausteur de goût). Les mécanismes exacts de la stimulation des récepteurs gustatifs ne sont pas connus. Une théorie propose un changement de perméabilité membranaire de protéines de reconnaissance – par « ouverture et fermeture » de portes – à l'origine d'un potentiel gradué.

Les vertébrés autres que les mammifères peuvent avoir des bourgeons du goût sur d'autres parties du corps. Les reptiles et les oiseaux n'ont généralement pas de bourgeons du goût sur la langue, mais dans le pharynx. Chez les poissons et les amphibiens, ils sont dans la peau. Chez les esturgeons, par exemple, ces bourgeons sont nombreux sur le rostre qui prolonge la tête. Alors qu'il glisse sur le fond l'animal a un avant-goût de la nourriture potentielle avant que la bouche ne l'atteigne. Chez d'autres poissons, les bourgeons sont largement distribués sur le toit, les parois latérales et le plancher du pharynx, où ils testent le flux entrant d'eau. Chez les poissons qui se nourrissent sur le fond (poisson-chat, carpe, poissons-ventouses ou rémoras), les bourgeons sont répartis sur toute la surface de la tête, du corps, jusqu'à l'extrémité de la queue. Ils sont également abondants sur les barbillons (« moustaches ») du poisson-chat.


**Video**
Goût et odeur

## Vision

La vision (photoréception) est le sens principal pour les vertébrés qui vivent dans un environnement lumineux et, par conséquent, leurs structures photoréceptrices sont bien développées. La plupart des vertébrés ont de véritables yeux c'est-à-dire des organes qui forment des images. Comme le montre la Figure 24.29, le globe oculaire renferme une lentille (cristallin) et sa paroi comprend, de l'extérieur vers l'intérieur, la sclérotique, la choroïde et la rétine qui contient les cellules réceptrices sensibles à la lumière (photorécepteurs). La cornée transparente, à l'avant de l'œil, est en continuité avec la sclérotique. La choroïde s'étend aussi vers l'avant de l'œil pour former l'iris, le corps ciliaire et les ligaments suspenseurs. L'iris, chargé de pigments qui filtrent la lumière, a des muscles lisses

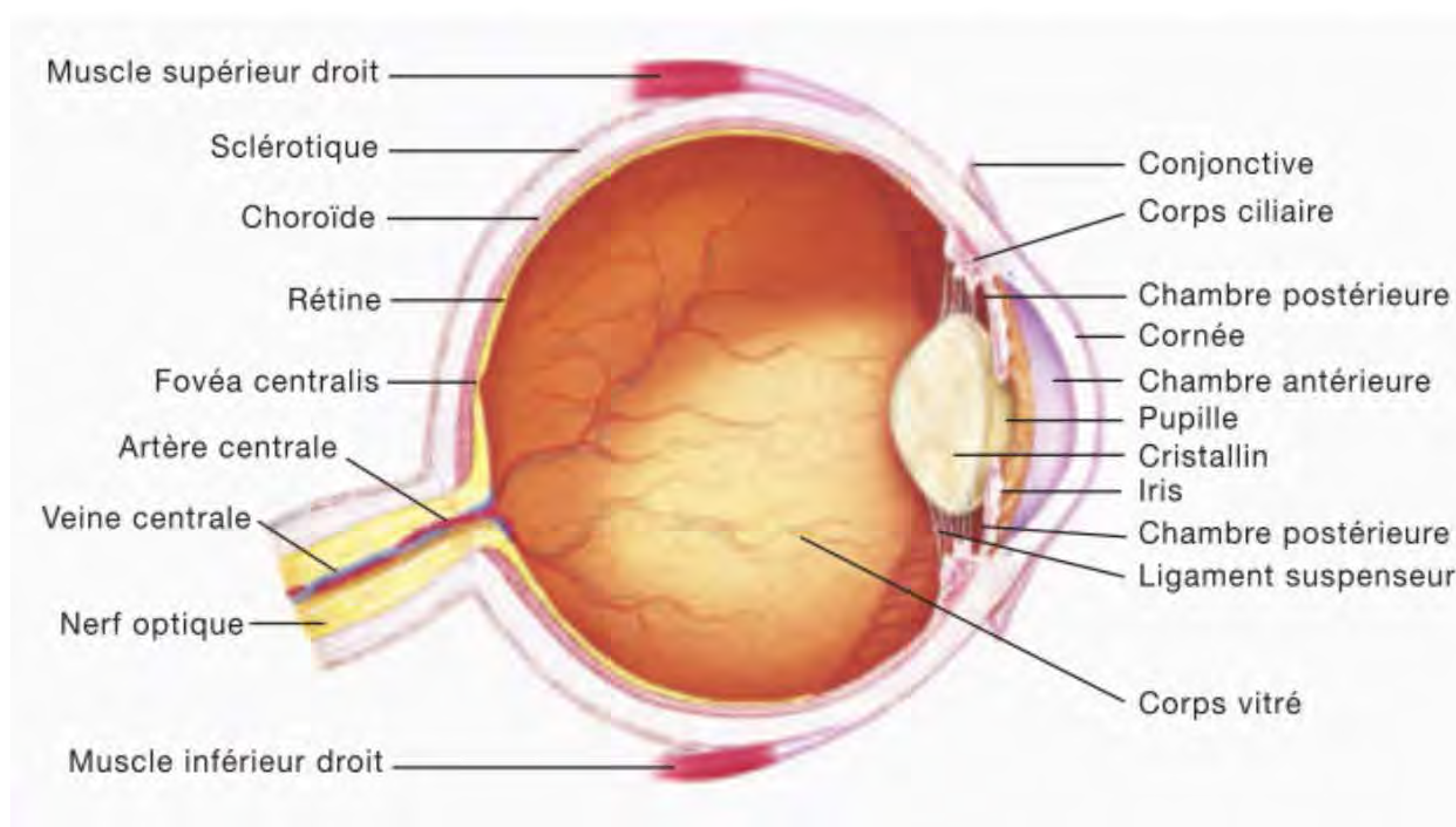



**FIGURE 24.29**

**Organisation interne du globe oculaire humain.** La lumière passe à travers la cornée transparente. Le cristallin (lentille) fait converger la lumière sur la surface sensible de l'œil, la rétine, au niveau de la fovéa centralis. La rétine est riche en bâtonnets et en cônes.

radiaux et circulaires qui régulent la quantité de lumière qui pénètre par la pupille. Un liquide clair (humeur aqueuse) remplit les chambres antérieure et postérieure, du cristallin à la cornée. Le cristallin est derrière l'iris et un corps vitré occupe la chambre vitrée située derrière le cristallin. La membrane humide qui recouvre la cornée est la conjonctive.

Les vertébrés sont capables d'ajuster la vision en fonction de la distance des objets qui émettent la lumière. Cet ajustement assure la convergence des rayons lumineux sur la rétine et porte le nom d'**accommodation**. Le processus repose sur la contraction coordonnée et le relâchement des muscles et des fibres (corps ciliaires et ligaments suspenseurs) qui s'attachent à la lentille.

Les yeux des poissons sont, sur la plupart des aspects structuraux et fonctionnels, similaires à ceux des autres vertébrés. Toutefois, ils sont dépourvus de paupière et le cristallin, rond, est proche de la cornée. L'accommodation dépend du déplacement du cristallin vers l'avant ou vers l'arrière.

La vision est un sens très important chez les amphibiens qui sont principalement des chasseurs à vue. De nombreuses adaptations assurent un bon fonctionnement dans les environnements terrestres. Par exemple, les yeux de certains amphibiens (comme les anoures et les salamandres) sont proches et disposés sur l'avant de la tête favorisant la vision binoculaire et une bonne perception de la profondeur nécessaires pour la capture des proies. Quelques amphibiens à yeux de plus petite taille et situés latéralement (d'autres salamandres) n'ont pas de vision binoculaire. Toutefois, les champs de vision monoculaires couvrent un large espace sur les côtés. La **membrane nictitante** transparente (une « paupière interne »), mobile, nettoie et protège l'œil.

La vision est le sens dominant des reptiles et leurs yeux sont similaires à ceux des amphibiens. Des paupières supérieure et inférieure, une membrane nictitante et un sinus sanguin protègent et nettoient la surface de l'œil. Chez les serpents et certains lézards, les paupières supérieure et inférieure fusionnent chez l'embryon pour former une fenêtre protectrice de peau appelée spectacle. Certains reptiles possèdent un **œil médian (pariétal)** qui se différencie à partir d'excroissances du toit du diencéphale (et non du tectum opticum du mésencéphale N. d. T.) (Figure 24.30). Chez le tuatara, l'œil médian est complet avec lentille, nerf et rétine. Chez d'autres reptiles, il est moins développé. La peau recouvre les yeux médians, qui, vraisemblablement, ne forment pas d'images. Ils permettent, toutefois, de faire la distinction entre périodes lumineuses et obscures et sont utilisés pour l'orientation par rapport au soleil.

La vision est également un sens important pour la plupart des oiseaux. La structure de leurs yeux est comparable à celle des autres vertébrés (*voir Figure 24.29*). Les oiseaux ont un mécanisme unique de double focalisation (deux fovéas). Des structures en coussin (coussinets) contrôlent la courbure du cristallin et des muscles ciliaires changent celle de la cornée. Une double et quasiment instantanée focalisation permet à un balbuzard ou un autre oiseau de proie de continuer à fixer un poisson au cours d'une descente étonnamment rapide. Comme les reptiles, les oiseaux ont une membrane nictitante mobile qui nettoie et protège la surface antérieure de l'œil.

Chez tous les vertébrés, la rétine est bien développée. Elle comprend deux couches : une couche basale représentée par un épithélium pigmentaire qui tapisse la choroïde et la couche nerveuse ou sensorielle qui la double intérieurement et qui renferme les cellules photoréceptrices. En fonction de leurs formes, ces cellules sont des **bâtonnets** ou des **cônes**. Les bâtonnets sont sensibles à la lumière de faible intensité tandis que les cônes répondent à des lumières de forte intensité et sont impliqués dans la perception des couleurs.

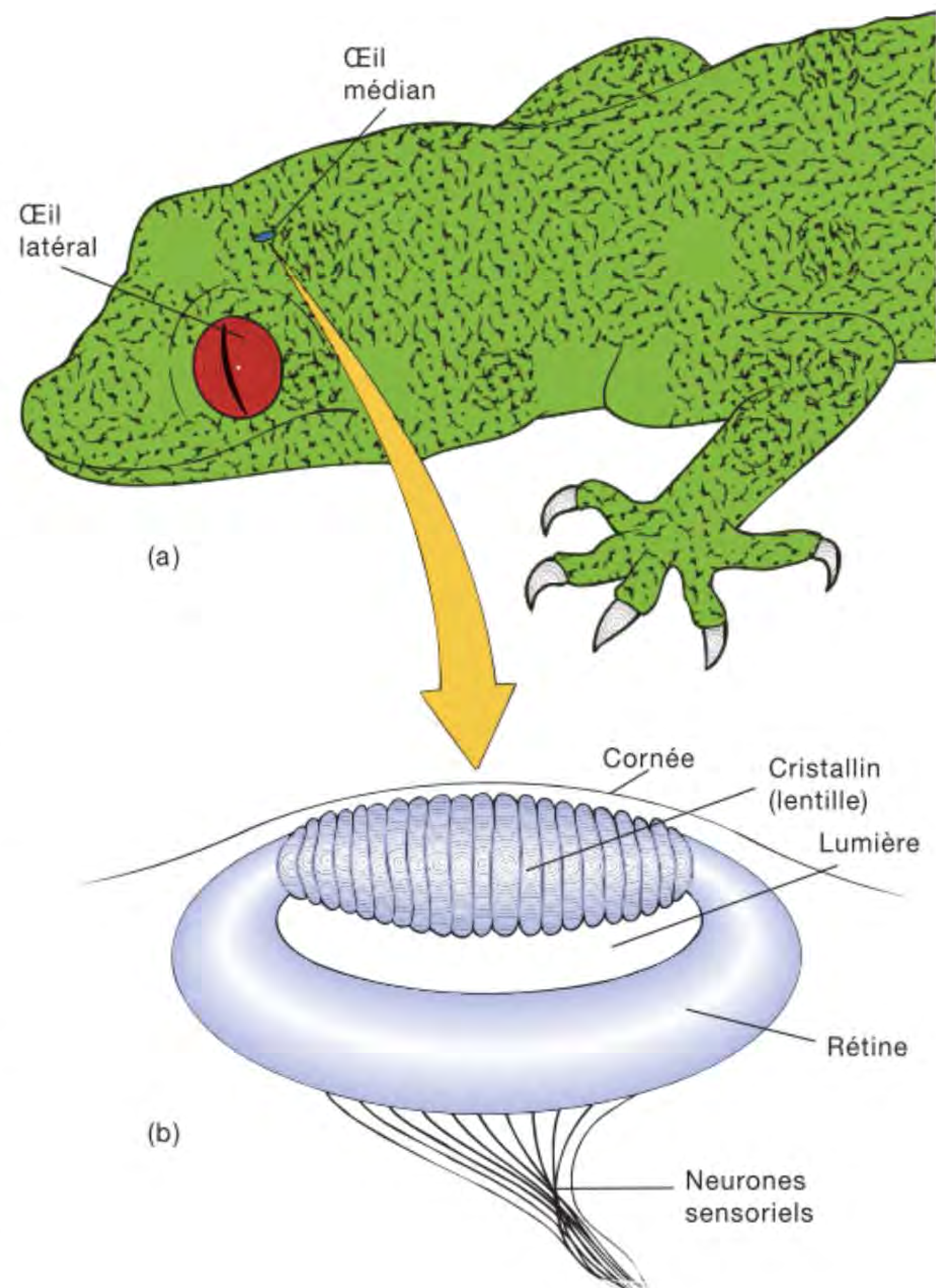



**FIGURE 24.30**

**Œil médian des reptiles.** (*a*) Œil médian d'un reptile et ses relations avec les yeux latéraux (vue dorsale). (*b*) Coupe sagittale d'un œil médian.

Quand le pigment (**rhodopsine**) d'une cellule à bâtonnet absorbe l'énergie de la lumière, la réaction engagée génère un potentiel gradué dans un axone puis un potentiel d'action qui quitte le globe oculaire via le nerf optique. Quand les cellules photoréceptrices ne sont pas stimulées (donc à l'obscurité), la vitamine A et l'énergie de l'ATP convertissent la rhodopsine en sa forme sensible à la lumière.

Leigh Hunt, poète du 19ème siècle, écrivait : « Les couleurs sont les sourires de la nature ». Comment un animal distingue-t-il un sourire d'un autre ? La réponse se trouve dans le spectre étendu des trois types de cellules à cône que renferment les rétines des primates, des oiseaux, des reptiles et des poissons. Chaque type de cellule répond différemment à la lumière qui rayonne d'un objet coloré en fonction de la nature du pigment qu'elle contient, absorbant dans le rouge, le vert ou le bleu. Les pigments sont des protéines qui absorbent la lumière et qui sont sensibles aux régions du spectre visible correspondant aux longueurs d'onde élevées (rouges), moyennes (vert) ou courtes (bleues). Les nerfs rétiniens traduisent en potentiels gradués les quantités relatives de lumière absorbées par chaque type de cône, potentiels transmis sous la forme d'impulsions nerveuses au cerveau qui traite l'ensemble des informations et fournit la perception colorée spécifique.



**Animation**
Vision



**Video**
Vision

## Magnétoréception

La **magnétoréception** ou capacité à détecter et apprécier les champs magnétiques, est largement répandue dans les différents groupes animaux traités dans ce livre. Ainsi, les oiseaux migrateurs, le saumon en cours de homing et beaucoup d'autres organismes utilisent le champ magnétique terrestre pour naviguer, mais les êtres humains, apparemment, sont dépourvus de ce sens. La magnétoréception a été très étudiée, mais les aspects chimiques, physiques et physiologiques de ce sens ne sont pas compris et elle reste encore une des modalités sensorielles la plus insaisissable.

### Synthèse de la section 24.7

Le système de la ligne latérale des poissons détecte les courants électriques dans l'eau environnante. Les neuromastes détectent les mouvements et les perturbations de l'eau. Les vagues de sons, pour les animaux aquatiques comme les poissons, traversent le corps, principalement composé d'eau et stimulent les otolithes qui assurent la transduction. Chez les animaux terrestres, les ondes sonores doivent être transmises au fluide de l'oreille interne où des cellules ciliées se courbent et engendrent un potentiel d'action (transduction mécano-sensorielle N. d. T.). Les terminaisons nerveuses sont des nocicepteurs. Elles sont stimulées par une chaleur excessive, le froid, des substances chimiques irritantes ainsi que des stimuli mécaniques intenses et envoient un message au cerveau qui les interprète comme douleur. Un crotale (serpent à sonnettes) a un organe en fossette entre l'œil et la narine qui détecte la chaleur et lui permet de détecter, dans l'obscurité, une proie à sang chaud. Les chémorécepteurs au goût et à l'odeur détectent les composés chimiques externes ; les récepteurs olfactifs détectent des milliers d'odeurs différentes. Les cinq sensibilités gustatives des êtres humains sont le sucré, l'acide, l'amer, le salé et l'umami. Les photorécepteurs à bâtonnet et à cône contiennent un pigment qui est activé par la lumière et qui entraîne la production de potentiels d'action qui sont dirigés vers le lobe occipital du cerveau.

***Le système de la ligne latérale de la plupart des amphibiens est perdu durant la métamorphose du stade larvaire au stade adulte. Pourquoi ce système n'est-il plus utile aux amphibiens adultes ?***

# Résumé

**24.1 Neurones : Les unités fonctionnelles de base du système nerveux**

L'unité fonctionnelle du système nerveux est le neurone. Les neurones sont spécialisés pour produire des signaux qui sont transférés d'une région du corps de l'animal à une autre. Les neurones ont deux propriétés importantes : excitabilité et conductibilité.

Un neurone typique comprend trois régions : des dendrites, un corps cellulaire et un axone.

**24.2 Communication neuronale**

Le langage (signal) d'un neurone est l'impulsion nerveuse ou potentielle d'action.

La membrane plasmique d'un neurone au repos est polarisée c'est-à-dire que le fluide situé sur sa face interne est chargé négativement et celui qui borde sa face externe est chargé positivement. La pompe ATPasique sodium-potassium et la diffusion des ions par les canaux membranaires maintiennent cette polarisation.

Quand un stimulus supraliminaire est appliqué au neurone, celui-ci se dépolarise et engendre un potentiel d'action. Dans les neurones myélinisés, le potentiel d'action saute d'un nœud neurofibrillaire à un autre selon un processus connu sous le nom de conduction saltatoire.

L'activité neuronale est transmise entre cellules au niveau des synapses. Bien que certains animaux aient des synapses électriques qui transmettent cette activité d'un neurone à un autre, la plupart ont des synapses chimiques et la communication est médiée par des neurotransmetteurs.

**24.3 Systèmes nerveux des invertébrés**

Chez les animaux d'organisation plus complexe que les éponges, cinq tendances majeures ont marqué l'évolution du système nerveux. La complexification d'un animal s'est apparemment accompagnée

a. d'une structuration plus détaillée de son système nerveux.

b. d'une céphalisation plus poussée avec concentration des récepteurs et du tissu nerveux à son extrémité antérieure.

c. d'une bilatéralisation avec des paires de nerfs, de muscles, de structures sensorielles et de centres cérébraux disposées symétriquement. Cette disposition a facilité les mouvements ambulatoires comme le grimper, la reptation, le vol et la marche.

d. d'une augmentation du nombre d'interneurones.

e. d'une diversification de ses comportements associée à une concentration des neurones (interneurones principalement) dans un cerveau antérieur ou des ganglions agencés bilatéralement.

**24.4 Systèmes nerveux des vertébrés**

Le système nerveux des vertébrés a deux composantes principales. Le système nerveux central comprend le cerveau et la moelle épinière ; le système nerveux périphérique est composé de tous les nerfs (faisceaux d'axones) rattachés au cerveau ou à la moelle épinière.

La moelle épinière assure deux fonctions importantes. Elle fait le lien entre le cerveau et l'ensemble du corps et est impliquée dans les actions spinales réflexes.

Un réflexe est une réponse prévisible et involontaire à un stimulus.

Le nombre de nerfs spinaux est directement en relation avec le nombre de segments du tronc et de la queue du vertébré.

Le cerveau des vertébrés est subdivisé en cerveau postérieur (hindbrain), cerveau moyen (midbrain) et cerveau antérieur (forebrain). Le cerveau postérieur est le prolongement de la moelle épinière et comprend la moelle allongée (bulbe rachidien), le cervelet et le pont.

Le cerveau moyen est une région épaissie de matière grise qui intègre les signaux visuels et auditifs. Le cerveau antérieur renferme la glande pinéale, la glande pituitaire, l'hypothalamus et le thalamus. La partie antérieure du cerveau antérieur s'est développée au cours de l'évolution pour donner naissance au cortex cérébral.

En plus des paires de nerfs spinaux, le système nerveux périphérique des vertébrés est composé de 12 paires de nerfs crâniens chez les reptiles, les oiseaux et les mammifères.

Les poissons et les amphibiens n'en ont que 10 paires.

Le système nerveux autonome comprend deux sous-systèmes antagonistes : le système nerveux sympathique et le système nerveux parasympathique.

**24.5 Réception sensorielle**

Un stimulus est toute forme d'énergie qu'un animal peut détecter avec ses récepteurs.

Les récepteurs sont, soit les terminaisons libres de neurones sensoriels, soit des cellules spécialisées qui répondent aux stimuli, comme énergie chimique, énergie mécanique, énergie lumineuse ou énergie radiante.

Les récepteurs convertissent une forme d'énergie en une autre (transduction). La stimulation d'un récepteur génère un potentiel gradué, à l'origine de potentiels d'action véhiculés le long d'une voie nerveuse vers une autre partie du système nerveux où l'information traitée conduit à la perception.

**24.6 Récepteurs sensoriels des Invertébrés**

Les invertébrés possèdent un répertoire impressionnant de structures réceptrices par lesquelles ils captent l'information du milieu environnant. Celles-ci comprennent les chémorécepteurs qui reconnaissent des substances chimiques, les géorécepteurs ou statolithes qui répondent à la force de gravité ; les hygrorécepteurs qui détectent le degré d'humidité de l'air ; les phonorécepteurs, comme les organes tympaniques, sensibles aux sons ; les photorécepteurs, comme les stigmata, les ocelles, les yeux composés et les yeux camérulaires complexes qui sont stimulés par la lumière ; les propriocepteurs qui répondent aux changements induits mécaniquement par l'étirement ; les récepteurs tactiles comme les soies, les sensilles, les épines et les tubercules, sensibles au toucher ; les thermorécepteurs, enfin, qui réagissent aux variations de la température.

Les récepteurs sensoriels des invertébrés et des vertébrés ont évolué selon des voies étroitement corrélées à l'environnement dans lesquels ils doivent fonctionner.

**24.7 Récepteurs sensoriels des vertébrés**

Le système de la ligne latérale, qui détecte les stimuli électriques, est localisé dans l'aire céphalique de la plupart des poissons, de certains amphibiens et de platypus (ornithorynque). Ce système est sensible aux courants électriques de l'eau environnante.

La ligne latérale des poissons et des amphibiens contient également des neuromastes qui répondent au déplacement de l'eau et aux perturbations locales.

L'oreille des vertébrés a deux unités fonctionnelles : l'appareil auditif associé à l'ouïe et l'appareil vestibulaire impliqué dans la posture et l'équilibre.

Les nocicepteurs sont des terminaisons nerveuses sensorielles libres qui produisent une sensation de douleur ou de démangeaison.

Les senseurs de la température (thermorécepteurs) sont des terminaisons nerveuses libres, dénudées, et les récepteurs les plus simples des vertébrés. Certains serpents ont des organes en fossettes sensibles à la chaleur et situés de chaque côté de la tête.

Beaucoup de vertébrés font appel aux stimuli tactiles (toucher) pour répondre à leur environnement. Les récepteurs sont des terminaisons nerveuses libres, les corpuscules tactiles de Meissner, les bulbes de Krause, les corpuscules de Pacini, les organes de Ruffini et les vibrisses.

Les chauves-souris, les musaraignes, les baleines et les dauphins peuvent déterminer la distance et la profondeur par un sonar.

Les récepteurs du goût (sens de la gustation) sont des chémorécepteurs localisés sur la surface du corps d'un animal, dans la bouche ou dans la gorge (pharynx).

Le sens de l'odorat a pour support histologique des neurones olfactifs du toit de la cavité nasale.

La vision (photoréception) est le sens principal des vertébrés qui vivent dans un environnement lumineux. Leurs structures photoréceptrices sont donc bien développées. Ce sont des yeux donc des organes capables de former des images des objets environnants.

La magnétoréception est la capacité de détecter les champs magnétiques, mais demeure encore une sensibilité peu connue et insaisissable.

## QUESTIONS DE RÉVISION SUR LES CONCEPTS

1. Lequel, dans la liste ci-dessous, N'EST PAS un type fonctionnel de neurone ?
   a. Sensitif, b. Afférent, c. Interneurone, d. Efférent e. Connectif.
2. Les potentiels gradués sont importants pour la signalisation sur de longues distances alors que les potentiels d'action le sont sur de courtes distances.
   a. Vrai b. Faux
3. Le système nerveux le plus simple est trouvé chez
   a. les protozoaires. b. Les spongiaires. c. *Hydra*. d. Les échinodermes. e. Les vers plats.
4. Lequel ou laquelle, de la liste ci-dessous, N'EST PAS une partie du système nerveux autonome ?
   a. Portion sympathique b. Portion parasympathique c. Portion entérique d. Système somatique
5. Lequel ou laquelle, de la liste ci-dessous, N'EST PAS une partie du diencéphale ?
   a. Thalamus b. Hypothalamus c. Glande pituitaire d. Glande pinéale e. Cérébrum

## QUESTIONS D'ANALYSE ET D'APPLICATION

1. Comment les drogues stimulantes peuvent-elles augmenter l'activité du système nerveux en agissant au niveau de la synapse ?
2. Comment un neurone peut-il intégrer une information ?
3. Étudier les fonctions des plus anciennes parties du cerveau des vertébrés nous donne une idée des fonctions originelles du cerveau. Expliquez cette affirmation.
4. Quels sont les avantages et les désavantages possibles de la tendance évolutive vers la céphalisation du système nerveux ?
5. Comment un potentiel d'action traverse-t-il une synapse ?
6. Pourquoi est-il correct de comparer un œil de vertébré à une caméra ?
7. Beaucoup d'animaux ont des rétines dépourvues de cônes. Comment voient-ils le monde qui les entoure ?
8. Pourquoi la perception de la gravité est-elle considérée comme un sens de l'équilibre ?
9. Comment la déficience en vitamine A entraîne-t-elle une cécité crépusculaire ?
10. Comment pensez-vous que l'oreille interne se comporterait à gravité zéro ?



# 25

# Communication II : le système endocrine et les messagers chimiques

## Plan du chapitre



Le Chapitre 24 a traité des façons dont les systèmes nerveux et sensoriel fonctionnent pour communiquer rapidement l'information et maintenir l'homéostasie dans le corps d'un animal. Beaucoup d'animaux ont, en plus, une seconde forme, plus lente, de communication et de coordination – le système endocrine et ses messagers chimiques.

Certains scientifiques suggèrent que les messagers chimiques ont pu initialement évoluer dans des organismes unicellulaires pour coordonner la nutrition et la reproduction. Avec l'apparition de la multicellularité, des organes plus complexes se sont mis en place pour assurer la coordination de beaucoup de tâches individuelles, mais les centres de contrôle ont utilisé les mêmes types de messagers que ceux qui étaient présents chez les organismes plus simples. Certains des messagers agissaient lentement, mais avaient des effets à long terme sur les cellules éloignées ; ils furent à l'origine des hormones actuelles. D'autres intervenaient plus rapidement, mais n'agissaient que sur les cellules adjacentes et pendant des temps courts ; ils furent à l'origine des neurotransmetteurs et des messagers chimiques locaux. Les messagers chimiques ont donc, sans contestation possible, une origine ancienne et ont dû être conservés sur des centaines de millions d'années.

Évolutivement parlant, de nouveaux messagers sont peu fréquents. Ce sont les « vieux » messagers qui se sont adaptés à de nouvelles activités. Ainsi, certaines protéines hormonales anciennes sont retrouvées des bactéries aux êtres humains.

Une clef de la survie de n'importe quel groupe animal est le moment propice de l'activité de telle sorte que la croissance, la maturation et la reproduction coïncident avec les périodes de l'année où le climat et l'apport alimentaire sont favorables. Il semble vraisemblable que les messagers chimiques qui contrôlaient la croissance et la reproduction furent les premiers à apparaître. Ces messagers étaient probablement synthétisés et sécrétés par des neurones. Plus tard, des hormones spécifiques apparurent pour jouer des rôles régulateurs importants dans la mue, la croissance, la métamorphose et la reproduction de nombreux invertébrés. Les messagers chimiques et les structures sécrétrices associées devinrent encore plus complexes avec l'avènement des vertébrés.

## 25.1 Messagers chimiques

### Compétences à acquérir

1. Analyser la nécessité pour les animaux de posséder un système endocrine en plus d'un système nerveux.
2. Caractériser les différents types de messagers chimiques.

Le développement des animaux commence avec la division du zygote qui suit la fécondation. La poursuite du développement repose sur des phénomènes de prolifération cellulaire, croissance et différenciation. L'intégration de ces évènements ainsi que la communication et la coordination des processus physiologiques, comme le métabolisme, la respiration, l'excrétion, le mouvement et la reproduction, dépendent de messagers chimiques – molécules que des cellules spécialisées synthétisent et sécrètent. Les différentes catégories de messagers chimiques sont les suivantes :

1. **Messagers chimiques à action locale.** Beaucoup de cellules sécrètent des composés chimiques qui modifient les conditions physiologiques dans l'environnement

immédiat (Figure 25.1*a*). Certains d'entre eux agissent sur la cellule même qui les émet (**agents autocrines**) ou sur des cellules adjacentes (**agents paracrines**) et ne s'accumulent pas dans le sang. Comme exemples, chez les vertébrés, on peut citer les lumones que le tube digestif produit et qui régulent la digestion. Au niveau d'une plaie, les mastocytes sécrètent de l'histamine qui participe à la réponse inflammatoire.

2. **Neurotransmetteurs.** Comme détaillé dans le Chapitre 24, les neurones sécrètent des neurotransmetteurs (oxyde nitrique et acétylcholine par exemple) qui agissent sur les cellules cibles immédiatement adjacentes (Figure 25.1*b*). Ces composés chimiques sont à haute concentration dans les fentes synaptiques, agissent rapidement et sont aussi rapidement dégradés et recyclés.
3. **Neuropeptides.** Quelques neurones spécialisés (appelés cellules neurosécrétrices) sécrètent des neuropeptides (**neurohormones**). Le sang et d'autres fluides corporels transportent les neuropeptides vers des cellules cibles non adjacentes sur lesquelles ils exercent leurs effets (Figure 25.1*c*). Chez les mammifères, par exemple, des cellules nerveuses de l'hypothalamus sécrètent un neuropeptide qui provoque la libération de l'hormone ocytocine par la glande pituitaire (Attention ! l'ocytocine est synthétisée par des neurones hypothalamiques, c'est, elle-même, une neurohormone N. d. T.). L'ocytocine induit les fortes contractions de l'utérus au moment de l'accouchement.
4. **Hormones.** Elles sont sécrétées par les cellules des glandes endocrines et sont transportées par le courant sanguin vers des cellules cibles non adjacentes (Figure 25.1*d*). Beaucoup d'exemples sont proposés dans le chapitre.
5. **Phéromones.** Ce sont des messagers chimiques libérés à l'extérieur d'un animal et qui affectent le comportement d'un autre individu de la même espèce (Figure 25.1*e* ; *voir également le Tableau 15.2*).

Globalement, les scientifiques reconnaissent que les systèmes nerveux et endocrine agissent en synergie et forment un réseau de communication et d'intégration appelé **système neuroendocrine.** Dans ce système, les rétrocontrôles ou feedback régulent, à court terme et à long terme, la production et l'action des messagers chimiques de manière à maintenir l'équilibre des fonctions à l'échelle de l'organisme et assurer un contrôle homéostatique.

### Synthèse de la section 25.1

En plus d'un système nerveux, les animaux ont besoin d'un système endocrine pour assurer leur homéostasie. Alors que le système nerveux réagit rapidement aux perturbations des fonctions, le système endocrine assure une régulation à long terme par la production d'hormones. Les hormones coordonnent l'activité de cellules cibles spécifiques. Les exemples d'activité concernent le métabolisme, mais aussi, à l'échelle de l'animal, la respiration, l'excrétion, le mouvement et la reproduction. Les messagers chimiques connus se répartissent dans les catégories suivantes : messagers chimiques locaux (agents autocrine et paracrine), neurotransmetteurs, neuropeptides, hormones et phéromones.

***En quoi les hormones et les neurotransmetteurs diffèrent-ils ?***

## 25.2 Hormones et leurs systèmes de feedback

### Compétences à acquérir

1. Caractériser les différents types d'hormones à l'échelle biochimique.
2. Décrire le contrôle par feedback de la sécrétion hormonale.

Une **hormone** (Gr. *hormaein*, mettre en mouvement ou stimuler) est un messager chimique spécialisé qu'une glande ou tissu endocrine

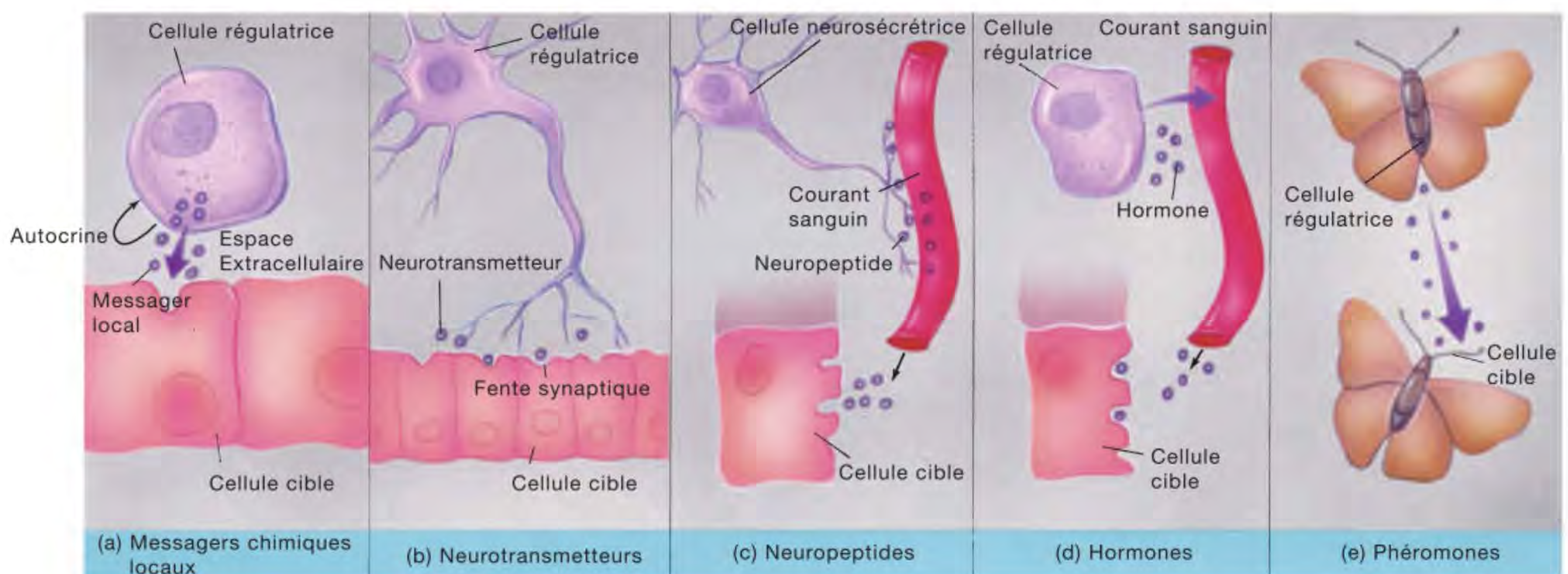



**FIGURE 25.1**

**Messagers chimiques : cibles et transport.** (*a*) Les messagers locaux à court rayon d'action agissent sur une cellule adjacente (agents paracrines) ou sur la même cellule (agents autocrines). (*b*) Les cellules nerveuses individuelles sécrètent des neurotransmetteurs qui traversent la fente synaptique pour agir sur les cellules cibles. (*c*) Des cellules nerveuses individuelles peuvent aussi sécréter des neuropeptides (neurohormones) qui parcourent une certaine distance entraînés par le courant sanguin pour atteindre une cellule cible. (*d*) Des cellules régulatrices, généralement localisées dans les glandes endocrines, sécrètent des hormones qui, par le courant sanguin, sont transportées jusqu'aux cellules cibles. (*e*) Des cellules régulatrices localisées dans des glandes exocrines sécrètent des phéromones. Elles sont émises à l'extérieur du corps d'un animal et stimulent les cellules cibles d'un autre animal. Chaque type de régulateur chimique se lie à une protéine sur la membrane ou à l'intérieur des cellules de l'organe cible.

produit et sécrète. L'étude des glandes endocrines et de leurs hormones est l'**endocrinologie.** Les hormones ont les fluides corporels comme milieux de transport et elles affectent l'activité métabolique d'une cellule ou d'un tissu cible selon une voie spécifique. Par définition, une **cellule cible** a des récepteurs sur lesquels les messagers chimiques se fixent sélectivement ou exercent un effet. Rarement une hormone opère de façon indépendante. Plus généralement, une hormone influence et équilibre une autre hormone dans un réseau contrôlé par feedback.

## Biochimie des hormones

La plupart des hormones sont des protéines (ou des polypeptides), des dérivés d'acides aminés (amines) ou des stéroïdes. Quelques-unes (prostaglandines) sont des dérivés d'acides gras. La plupart des cellules neurosécrétrices d'invertébrés, par exemple, produisent des polypeptides appelés neuropeptides. Les hormones que le pancréas des vertébrés sécrète sont des protéines ; celles que la glande thyroïde produit sont des amines. Les ovaires, testicules et le cortex des glandes adrénales sécrètent des stéroïdes.

Les hormones sont efficaces à doses extrêmement faibles. Seules quelques molécules d'une hormone sont suffisantes pour produire une forte réponse de la cellule cible. Dans une cellule cible, les hormones sont susceptibles de contrôler les réactions biochimiques selon trois voies : (1) une hormone peut augmenter le taux auquel d'autres substances entrent dans la cellule ou la quittent ; (2) elle peut stimuler la synthèse d'enzymes, d'autres protéines ou d'autres substances ; ou (3) pousser la cellule à activer ou supprimer l'activité d'enzymes existantes. Comme pour les enzymes, les hormones ne sont pas modifiées par la réaction qu'elles régulent.

## Système de contrôle par feedback de la sécrétion hormonale

Bien que les hormones soient présentes à une certaine concentration dans les cellules ou les glandes endocrines, elles ne sont pas émises de façon continue. En fait, les glandes sécrètent la quantité d'hormones dont l'organisme a besoin pour maintenir son homéostasie. Un système de contrôle par feedback évalue les changements dans l'animal ou dans le milieu environnant et envoie l'information vers une unité centrale de contrôle (le système nerveux central par exemple), qui assure les ajustements. Un système feedback dont la réponse neutralise l'effet du stimulus initiateur est un système négatif (feedback négatif). Un système positif, au contraire, renforce le stimulus. Les systèmes positifs sont relativement rares chez les animaux, car ils sont source d'instabilité ou d'états pathologiques.




Les systèmes feedback négatifs contrôlent le taux d'hormone sécrétée, modifiant l'activité cellulaire afin de maintenir l'homéostasie. Supposons, par exemple, que le taux d'activité chimique (taux de métabolisme) dans les cellules du corps d'un chien chute (Figure 25.2). L'hypothalamus répond en libérant une plus grande quantité de TRH (thyrotropine-releasing hormone), qui augmente la sécrétion de thyrotropine ou thyroïd-stimulating hormone (TSH) par les cellules de l'hypophyse antérieure. La TSH active la sécrétion de thyroxine par la glande thyroïde. La thyroxine augmente le taux de métabolisme des cellules de l'organisme, rétablit ainsi l'équilibre, donc l'homéostasie. À l'inverse, si le taux de métabolisme des cellules dépasse une limite, l'hypothalamus libère moins de TRH, la glande pituitaire moins de TSH et la thyroïde moins de thyroxine. Le taux de métabolisme décroît et se stabilise à sa valeur d'équilibre. L'homéostasie est assurée.

### Synthèse de la section 25.2

Les trois catégories chimiques majeures d'hormones sont des peptides et protéines, des acides aminés ou dérivés d'acides aminés et des stéroïdes. Le contrôle par feedback est indispensable au maintien de l'homéostasie dans le corps de l'animal. L'hypophyse (pituitaire) antérieure et l'hypothalamus sont partiellement contrôlés par les hormones mêmes dont elles stimulent la sécrétion. Dans la plupart des cas, le contrôle est inhibiteur (feedback négatif) de façon à maintenir relativement constants les niveaux de l'hormone cible.

***Pourquoi les hormones ne sont-elles pas sécrétées de façon continue ?***

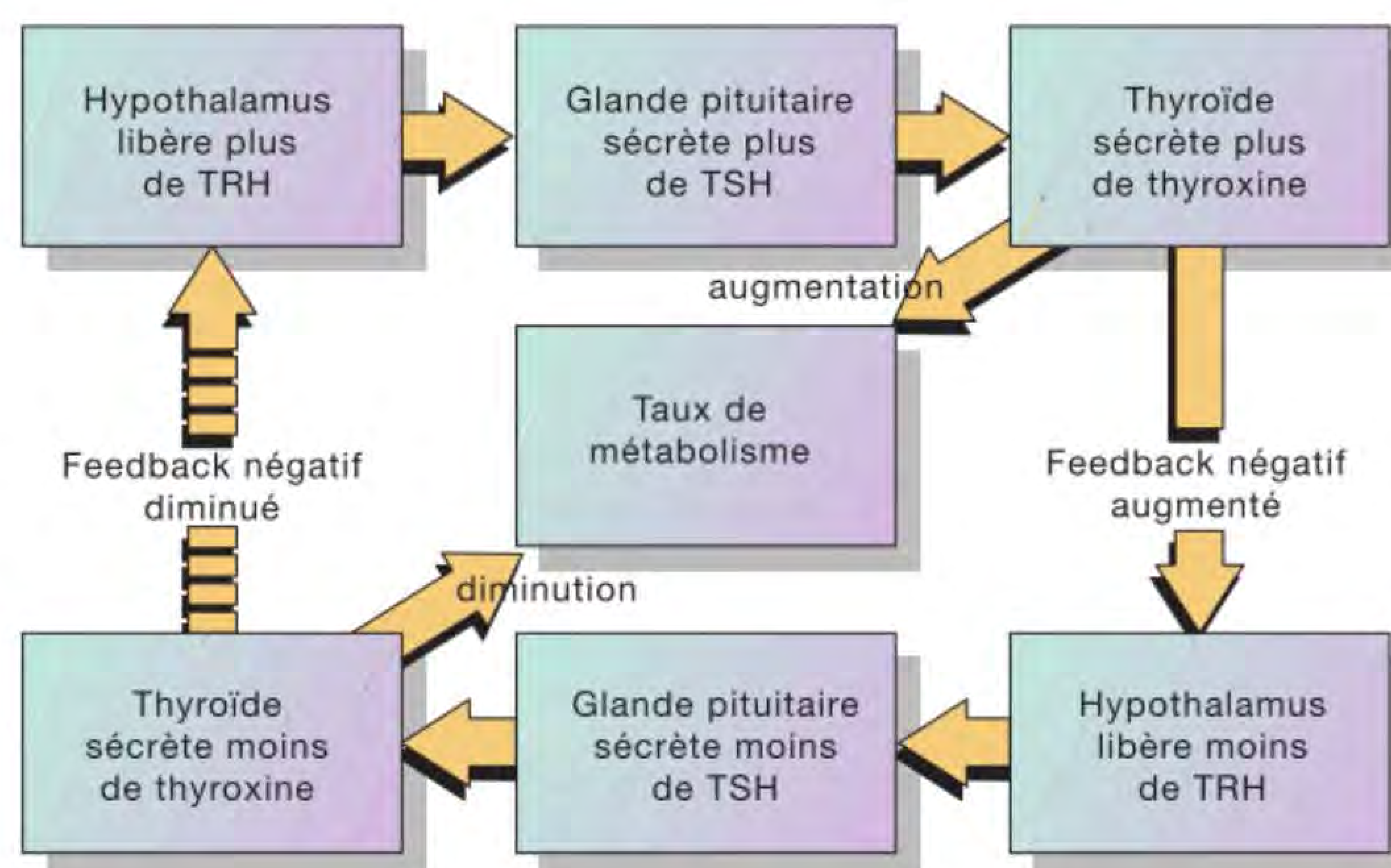



**FIGURE 25.2**

**Feedback hormonal.** Système de feedback négatif qui assure le contrôle du taux de métabolisme chez un vertébré comme le chien. (TRH = thyrotropine – releasing hormone ; TSH = thyroïd-stimulating hormone). L'hormone (thyroxine) sécrétée par la glande thyroïde inhibe, par contrôle en retour ou feedback négatif, la libération de TSH par la glande pituitaire. La chute du niveau de TSH dans le sang entraîne la diminution de la sécrétion thyroïdienne de thyroxine. Si le niveau de thyroxine devient trop bas, le feedback négatif ne peut plus s'exercer, la libération de TRH par l'hypothalamus s'accroît et cette augmentation s'accompagne de celles de TSH puis de thyroxine. L'équilibre est rétabli, l'homéostasie est maintenue.

## 25.3 MÉCANISMES DE L'ACTION HORMONALE

### COMPÉTENCES À ACQUÉRIR

1. Expliquer comment un signal porté par une hormone peptidique traverse la membrane plasmique.
2. Expliquer comment les hormones stéroïdes activent la transcription.

Les hormones modifient l'activité biochimique d'une cellule ou d'un tissu. Deux mécanismes de base sont mis en jeu. Le premier, mécanisme du récepteur fixé à la membrane, concerne les hormones protéiques et amines. Parce qu'elles sont solubles dans l'eau **(hydrophiles)** et ne peuvent pas diffuser à travers la membrane plasmique, ces hormones initient leurs effets au moyen de récepteurs spécifiques localisés dans la membrane plasmique de la cellule cible. Le second mécanisme, dit du récepteur mobile, concerne les hormones stéroïdes. Ces hormones sont solubles dans les lipides **(lipophiles)** et diffusent facilement à travers la membrane plasmique et se lient à des récepteurs cytoplasmiques.

### Mécanisme du récepteur fixé à la membrane

Dans ce mécanisme, une cellule endocrine sécrète une hormone hydrosoluble qui circule dans le sang (Figure 25.3*a*). Au niveau des cellules de l'organe cible, l'hormone agit comme « un premier messager extracellulaire », se liant à un récepteur membranaire (Figure 25.3*b*). Le complexe hormone-récepteur active l'enzyme adénylate cyclase dans la membrane (Figure 25.3*c*) (l'activation n'est pas directe, une protéine G joue le rôle d'intermédiaire N. d. T.). L'enzyme activée convertit l'ATP en AMP cyclique, lequel joue le rôle de « second messager (intracellulaire) ». L'AMPc diffuse dans le cytoplasme et active une enzyme, une protéine kinase qui entraîne une réponse physiologique spécifique de la cellule (Figure 25.3*d*). Une fois la réponse spécifique engagée, une autre enzyme, une phosphodiestérase inactive l'AMP cyclique. Entre temps, le complexe hormone-récepteur s'est dissocié et le récepteur, libre, est à nouveau disponible.


**Animation** Action d'une hormone peptidique


**Animation** Seconds messagers

### Mécanisme du récepteur mobile

Les hormones stéroïdes, qui passent facilement à travers la membrane plasmique, ont des récepteurs localisés à l'intérieur des cellules cibles. Le mécanisme du récepteur mobile a pour effet une synthèse protéique. Après avoir quitté un transporteur protéique auquel elle est associée pour son transfert dans le sang, l'hormone diffuse dans la cellule cible et interagit avec une protéine réceptrice cytoplasmique spécifique (Figure 25.4*a*, *b*). Le complexe protéine-stéroïde acquiert une affinité pour l'ADN, transloque dans le noyau, se lie à l'ADN au niveau de séquences appelées éléments de réponse de l'hormone (ERH) et entraîne la transcription de gènes spécifiques et la synthèse d'ARN messagers (Figure 25.4*c*, *d*). Les ARN produits initient la synthèse protéique au niveau du réticulum endoplasmique rugueux (Figure 25.4*e*, *f*). Certaines des protéines nouvellement synthétisées sont des enzymes dont les effets sur le

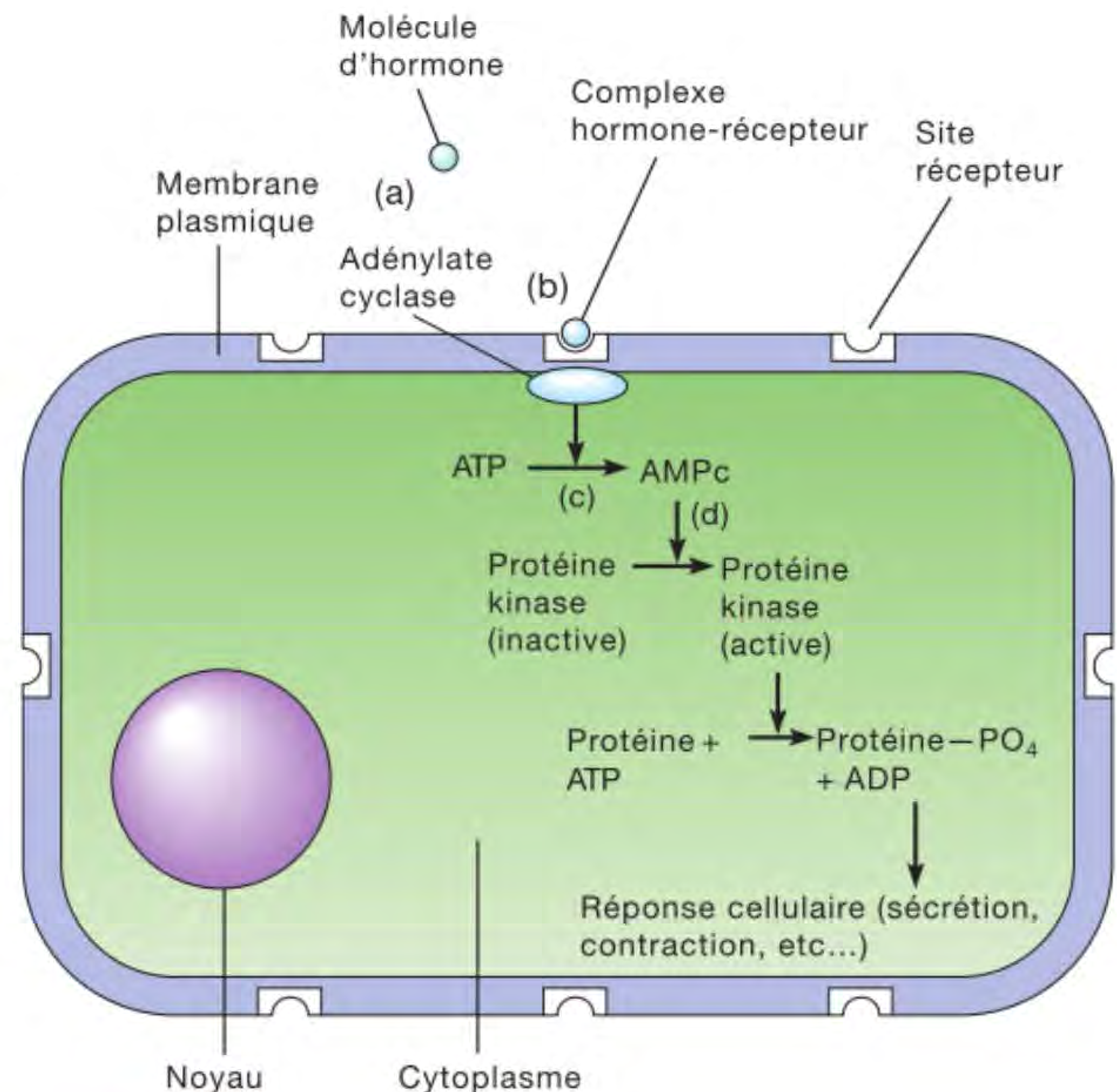



**FIGURE 25.3**

**Etapes du mécanisme d'action hormonale par fixation à un récepteur membranaire.** (*a*) Une molécule d'hormone protéique (comme l'épinéphrine) (le premier messager N. d. T) diffuse du sang vers une cellule cible. (*b*) La liaison de l'hormone à un récepteur membranaire spécifique active l'adénylate cyclase (système enzymatique ancré à la membrane). (*c*) L'enzyme catalyse la formation d'AMPc (le second messager) intracellulaire. L'AMP cyclique diffuse dans le cytoplasme et active une enzyme appelée protéine kinase, qui catalyse la phosphorylation de protéines spécifiques de la cellule, déclenchant ainsi la réaction biochimique qui conduit à la réponse ultime de la cellule.

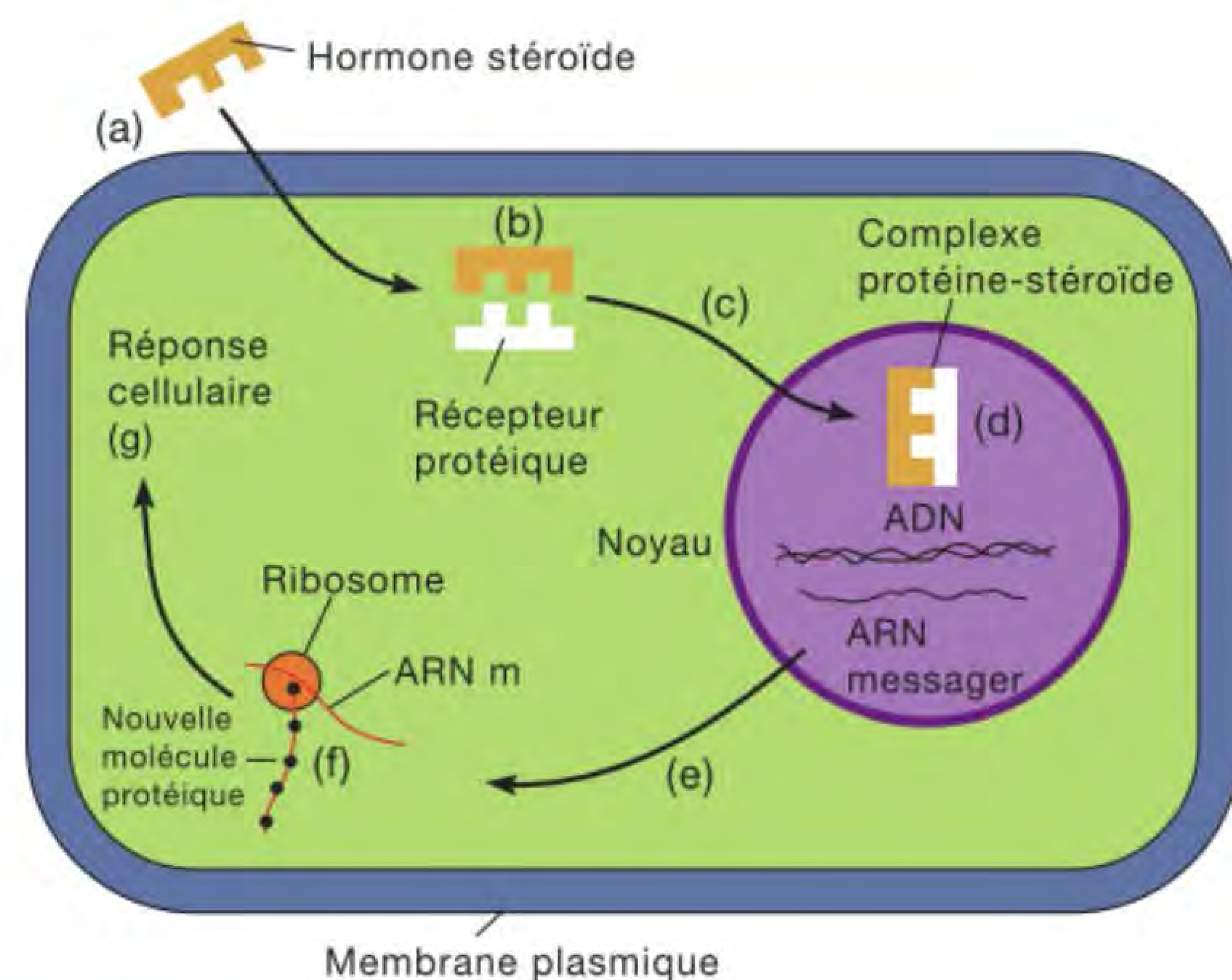



**FIGURE 25.4**

**Etapes du mécanisme par récepteur mobile.** (*a*) Une molécule d'hormone stéroïde (testostérone par exemple) diffuse du sang vers une cellule cible dont elle traverse la membrane. (*b*) Dans le cytoplasme, elle se lie à une protéine réceptrice qui (*c*) la transporte dans le noyau. (*d*) Ce complexe protéine-stéroïde déclenche la transcription de gènes spécifiques. (*e*) L'ARN messager est traduit (*f*) en protéine spécifique dans le cytoplasme. La nouvelle protéine synthétisée entraîne la réponse cellulaire.

métabolisme représentent la réponse cellulaire spécifique à l'hormone stéroïde (Figure 25.4g).



**Animation**
**Mécanisme de l'action d'une hormone stéroïde**

### Synthèse de la section 25.3

Les hormones hydrophiles, comme les peptides et les acides aminés, se lient extérieurement à des récepteurs de la membrane plasmique qui activent des protéines kinases directement ou par l'intermédiaire de seconds messagers comme l'AMPc. Les stéroïdes, qui sont lipophiles, traversent la membrane plasmique des cellules cibles et se lient à des protéines réceptrices internes. Le complexe hormone-récepteur se lie ensuite à l'élément de réponse de l'hormone du gène cible.

***Comment une hormone donnée, l'épinéphrine par exemple, peut-elle avoir des effets différents sur différentes cellules ou tissus ?***

## 25.4 Quelques hormones d'invertébrés

### Compétence à acquérir

1. Comparer le rôle du contrôle endocrine chez les annélides avec celui des mollusques ou des nématodes.

La survie de tout un groupe d'animaux dépend de la croissance, de la maturation et de la reproduction qui doivent se dérouler pendant les saisons les plus favorables de l'année, lorsque les conditions climatiques et alimentaires sont optimales. Ainsi, comme nous l'avons précédemment écrit, les composés chimiques qui régulent ces trois évènements furent vraisemblablement les premières hormones à apparaître au cours de l'évolution animale.

Les premières hormones furent probablement des neurosécrétions. La plupart des hormones fonctionnant chez les invertébrés sont des neurohormones, c'est-à-dire des neurosécrétions qui, en fonction de leur nature chimique, sont appelées neuropeptides. Seuls quelques-uns des invertébrés les plus complexes (mollusques, arthropodes, échinodermes) ont des hormones autres que les neurosécrétions. Ce qui suit est un bref inventaire de quelques neuropeptides et hormones d'invertébrés.

### Porifères

Les porifères (éponges) n'ont pas de cellules endocrines classiques. Comme ils n'ont pas de neurones, ils n'ont donc pas de cellules neurosécrétrices.

### Cnidaires

Les cellules nerveuses d'*Hydra* synthétisent une hormone de croissance qui stimule le bourgeonnement, la régénération et la croissance. Ainsi, ajoutée à un milieu dans lequel incubent des fragments d'hydre, cette hormone accélère la régénération de la « tête ». L'hormone porte le nom « d'activateur céphalique » et stimule également les mitoses chez *Hydra*.

### Plathelminthes

Les zoologistes ont identifié, il y a plus de trente ans, des cellules neurosécrétrices chez de nombreuses espèces de vers plats. Ces cellules sont localisées dans le ganglion cérébroïde et à différents niveaux des cordes nerveuses. Les neuropeptides synthétisés interviennent dans la régénération, la reproduction asexuée et la maturation des gonades. Des cellules neurosécrétrices du scolex de certains ténias contrôlent la perte des proglottis ou l'initiation de la strobilisation.

### Némertiens

Les némertiens ont une céphalisation plus poussée que les plathelminthes et un « cerveau » plus grand composé de deux paires de ganglions, l'une dorsale et l'autre ventrale reliées par un anneau nerveux. Le neuropeptide libéré par ces ganglions paraît contrôler le développement des gonades et réguler l'équilibre osmotique.



## Comment savons-nous que les hormones stéroïdes (œstrogène et progestérone), les hormones thyroïdiennes et quelques régulateurs locaux (autocrines et paracrines) pénètrent dans les cellules cibles et se lient à des récepteurs intracellulaires ?

La première preuve scientifique de l'entrée de certaines hormones dans les cellules cibles vient des études réalisées en 1960 sur les œstrogènes et la progestérone des mammifères. Chez la plupart des mammifères, les hormones stéroïdes sont nécessaires pour le développement normal et le fonctionnement du système reproducteur femelle. Les données de ces études démontrèrent que les cellules du tractus reproducteur de rats accumulaient à la fois l'œstrogène et la progestérone radioactives. Ces hormones étaient trouvées dans les noyaux de ces cellules mais pas dans d'autres cellules du corps. Ces observations conduisirent à l'hypothèse que ces cellules renfermaient des molécules réceptrices qui se liaient spécifiquement à ces hormones. Nous savons maintenant que des protéines intracellulaires spécifiques sont les récepteurs des hormones stéroïdes, des hormones thyroïdiennes et de certains régulateurs locaux (autocrines et paracrines). Ces hormones et facteurs sont des molécules de petite taille, non polaires qui traversent facilement la bicouche phospholipidique de la membrane plasmique.

## Nématodes

Aucune glande endocrine classique n'a été identifiée chez les nématodes, mais des cellules neurosécrétrices seraient associées à certaines régions de leur système nerveux. Le neuropeptide émis contrôlerait l'ecdysis de la vieille cuticule. Il est libéré après la production de la nouvelle cuticule et stimule la sécrétion par la glande excrétoire d'une enzyme, la leucine aminopeptidase, qui s'accumule dans l'espace qui sépare la nouvelle cuticule de l'ancienne. Celle-ci se déchire, puis est éliminée.

## Mollusques

L'anneau de ganglions qui constitue le système nerveux central des mollusques est richement doté de cellules neurosécrétrices. Les neuropeptides produits participent à la régulation du rythme cardiaque, de la fonction rénale et du métabolisme énergétique.

Chez certains gastéropodes pulmonés, comme l'escargot terrestre commun *Helix*, une hormone spécifique stimule la spermatogenèse ; une autre, appelée hormone d'oviposition, stimule le développement de l'œuf ; et des hormones testiculaires et ovariennes stimulent les organes sexuels accessoires. Chez tous les escargots, une hormone de croissance contrôle le développement de la coquille.

Chez les céphalopodes, comme la pieuvre et le calmar, la glande optique, présente dans le pédoncule oculaire, produit une ou plusieurs hormones qui stimule(nt) le développement de l'œuf, la prolifération des spermatogonies et la différenciation des caractères sexuels secondaires.

## Annélides

Les annélides ont un système nerveux bien développé et céphalisé, un système circulatoire également bien développé et un large cœlome, chez eux, l'importance, du contrôle endocrine des fonctions physiologiques n'est pas surprenant. Les différents systèmes endocrines des annélides sont impliqués dans la morphogenèse, le développement, la croissance, la régénération et la maturation des gonades. Ainsi, chez les polychètes, une hormone juvénile inhibe les gonades et stimule la croissance et la régénération. Une autre hormone, une gonadotropine, stimule le développement des œufs. Chez les sangsues, un neuropeptide stimule le développement des gamètes et déclenche les changements de couleur. Des hormones osmorégulatrices ont été identifiées chez les oligochètes et une hormone hyperglycémiante qui maintient un taux élevé de glucose dans le sang a été signalée chez l'oligochète *Lumbricus*.

## Arthropodes

Les systèmes endocrines d'invertébrés supérieurs (crustacés et insectes) sont d'excellents exemples pour illustrer la façon dont les hormones régulent la croissance, la maturation et la reproduction. L'endocrinologie de ces animaux est bien connue.

Le système endocrine d'un crustacé, comme l'écrevisse, contrôle diverses fonctions comme l'ecdysis (mue), la détermination du sexe et les changements de coloration. Le contrôle de la mue est le seul exemple discuté ici.

Les organes X sont les tissus neurosécréteurs localisés dans les pédoncules oculaires (Figure 25.5*a*). À chaque organe X est associée une glande du sinus qui accumule et libère les sécrétions des organes X. D'autres glandes, appelées glandes Y, sont localisées à la base des maxilles. Les organes X et Y contrôlent la mue de la façon suivante. En l'absence de stimulus approprié, les organes X produisent la MIH, hormone inhibitrice de la mue que la glande du sinus libère dans la circulation (Figure 25.5*b*). La cible de l'hormone est l'organe Y. Quand MIH est présente en concentration élevée, l'organe Y est inactif. Sous l'influence de stimuli interne et externe, la production de MIH est stoppée, l'organe Y libère l'hormone ecdysone et la mue se déroule (Figure 25.5*c*).

La séquence des évènements chez les insectes est comparable à celle des crustacés, mais ne met pas en jeu une hormone inhibitrice de la mue. Un stimulus approprié, intégré par le système nerveux central, active les cellules sécrétrices de la pars intercerebralis, région médiane du protocérébron (Figure 25.6*a*). Ces cellules sécrètent une ecdysiotropine que les axones transportent vers les corpora cardiaca (une masse de neurones associée au cerveau) (N. d. T. : le terme « ecdysiotropine » désigne toutes les neurohormones qui ont la faculté d'induire la sécrétion d'ecdysone ou d'ecdystéroïdes par les organes cibles sur lesquels elles agissent. C'est un terme général qui recouvre plusieurs catégories moléculaires. Dans le cas de la mue l'ecdysiotropine, synthétisée par certaines cellules de la pars intercerebralis, est plus connue sous les noms de Brain Hormone ou PTTH – hormone prothoracotrope – ou TH–hormone thoracotrope. Elle s'accumule dans les corpora cardiaca qui la libère dans l'hémolymphe. Les corpora cardiaca sont des organes neurohémaux comme le sont les glandes du sinus des crustacés et la neurohypohyse des vertébrés. Les corpora cardiaca libèrent l'hormone thoracotrope qui, par l'hémolymphe, est transportée vers les cellules des glandes prothoraciques, stimulant leur production d'ecdysone, hormone inductrice de la mue (Figure 25.6*b*) – en particulier, résorption de la vieille cuticule et développement de la nouvelle.

D'autres cellules neurosécrétrices du cerveau et des ganglions de la chaîne nerveuse élaborent l'hormone bursicon. Celle-ci contrôle certains aspects du développement cuticulaire, comme le tannage (c'est-à-dire le durcissement et l'assombrissement de la couche de chitine). Le tannage est terminé plusieurs heures après chaque mue.

Une autre hormone, l'hormone juvénile (JH), est également impliquée dans la différenciation morphologique qui intervient au cours de la mue des insectes. En arrière du cerveau et des corpora cardiaca est localisée une paire de corpora allata (Figure 25.6*a*). Ce sont les structures productrices de JH. Des concentrations élevées de JH dans l'hémolymphe d'un insecte inhibent la différenciation. En l'absence d'un stimulus environnemental approprié, la production de JH décroît et la larve d'insecte se différencie en pupe (Figure 25.6*c*). La pupe forme un cocon et passe l'hiver. Au printemps, un pic final d'ecdysone, en l'absence de JH, transforme la pupe en adulte (N. d. T. Les mues d'insecte sont de trois types, larvaire, nymphal (ou pupal) et imaginal. L'ecdysone est l'hormone de mue, mais la qualité de la mue dépend de la balance ecdysone-JH. En présence de JH, le programme génétique de différenciation induit par l'ecdysone est larvaire ; en son absence, il est remplacé par un programme adulte, lequel se met en place au cours de la métamorphose, évènement morphogénétique qui se situe entre les mues nymphale (ou pupale) et imaginale. L'ecdysone est également l'hormone de la métamorphose. La mue imaginale finale ne fait qu'extérioriser et se déployer l'insecte adulte ou imago formé).

## Échinodermes

Les échinodermes sont des deutérostomes et sont donc plus étroitement apparentés aux chordés que les autres invertébrés. Toutefois, les systèmes endocriniens des échinodermes ne donnent que peu d'indications sur l'évolution de ceux des chordés car les hormones et les glandes endocrines des échinodermes sont très différentes de celles des chordés. Les zoologistes, toutefois, ont reconnu la présence, dans les nerfs radiaux des étoiles de mer, d'un neuropeptide qu'ils ont appelés substance stimulatrice des gonades (Gonad

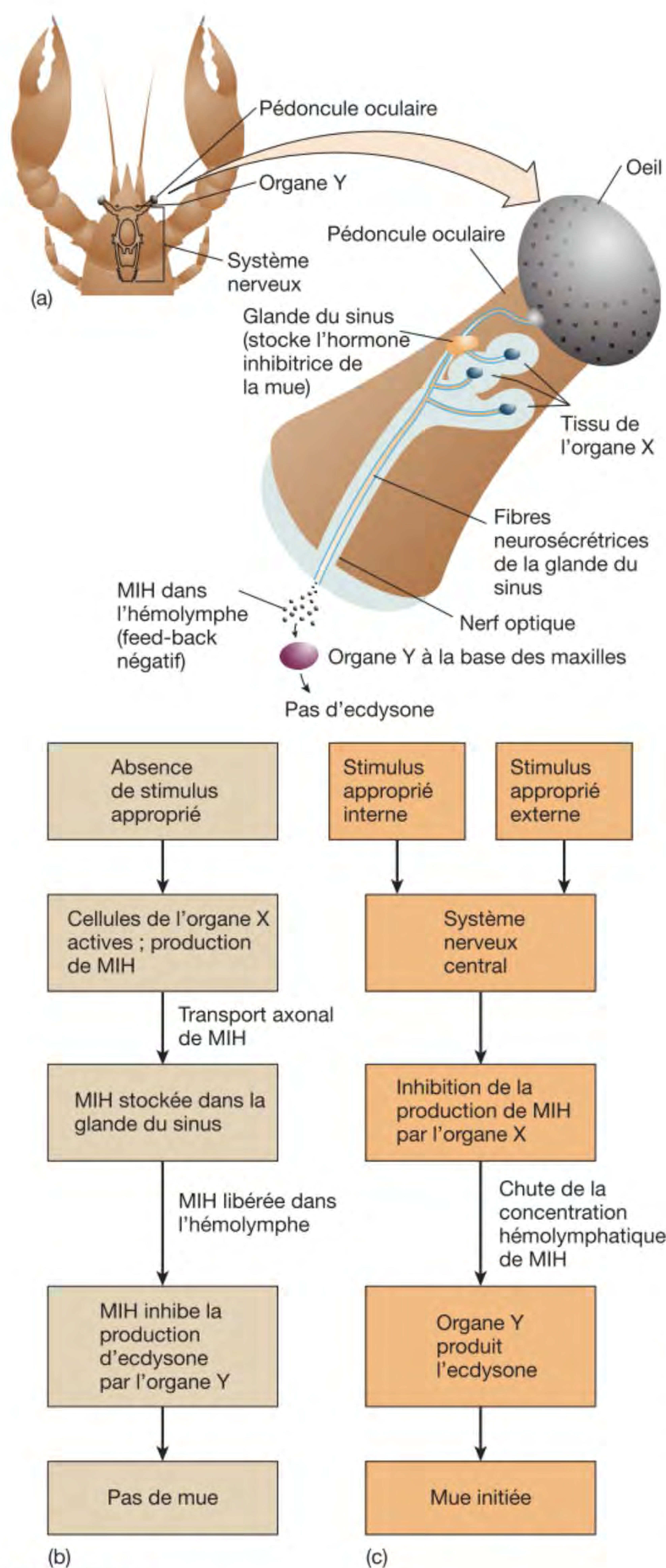



**FIGURE 25.5**

**Contrôle hormonal de l'ecdysis (mue) chez les crustacés.** Appareil neurosécrétoire dans le pédoncule oculaire d'un crustacé. (*b*) Succession des évènements conduisant à l'inhibition de la mue et (*c*) à son induction. (MIH = molt-inhibiting hormone.). *Reproduit avec la permission de Richard C. Brusca et Gary J. Brusca. INVERTEBRATES. Copyright (c) 1990 Sinauer Associates. Inc., Sunderland, MA.*

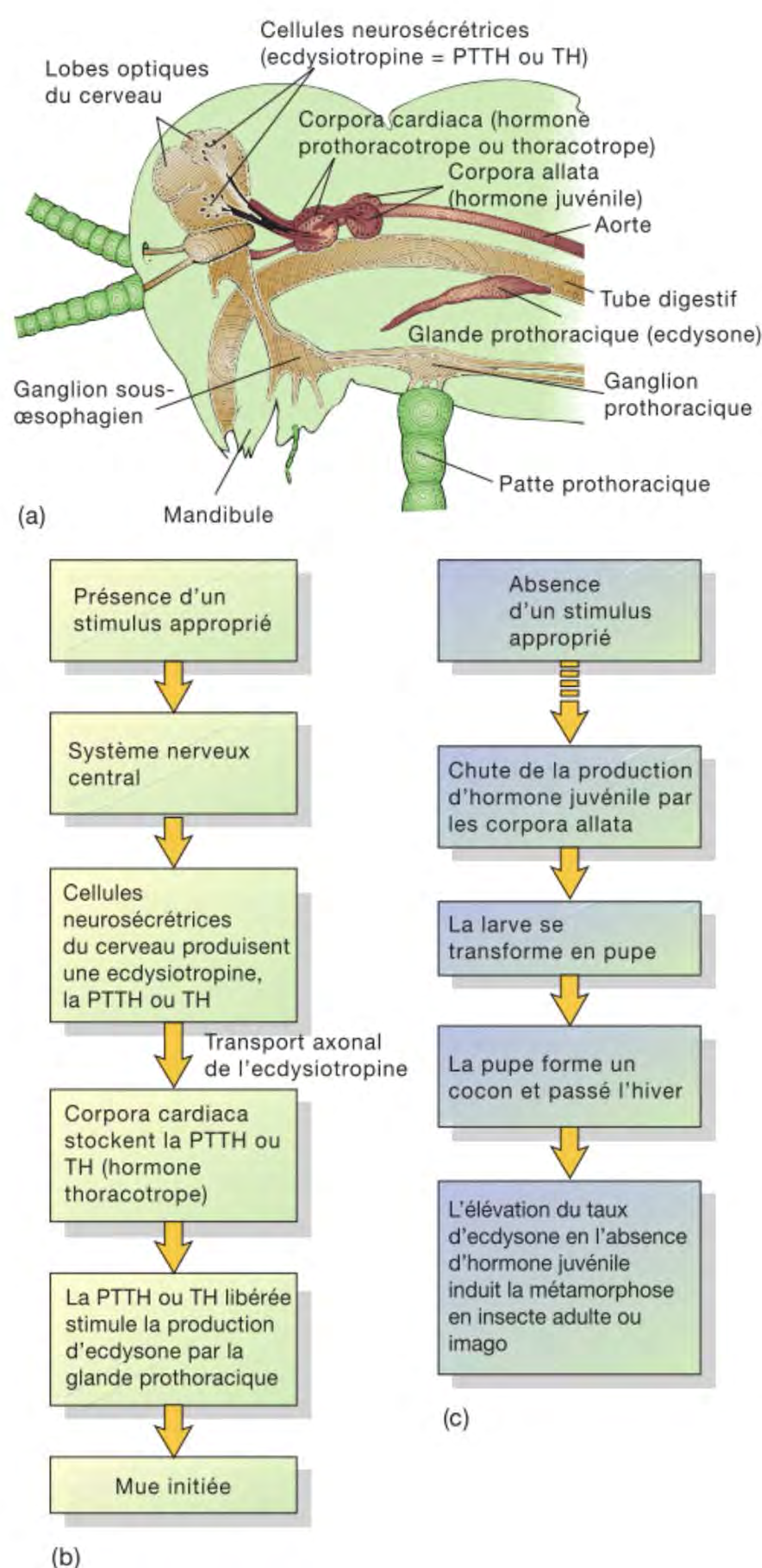



**FIGURE 25.6**

**Contrôle de l'ecdysis (mue) et du développement (métamorphose) chez un insecte.** (*a*) Extrémité antérieure d'un insecte montrant la localisation des centres sécréteurs de la brain hormone (ecdysiotropine PTTH ou TH), de l'hormone juvénile et de l'ecdysone. (*b*) Succession des évènements initiant la mue chez un insecte. (*c*) Succession des évènements conduisant à la métamorphose suite à une chute du taux d'hormone juvénile.

stimulating Substance ou GSS). Quand ce neuropeptide est injecté dans une étoile de mer mature, il induit la libération immédiate des gamètes, un comportement de ponte, et la méiose dans les ovocytes. La reprise de la méiose est due à un autre messager synthétisé et émis par les cellules folliculaires sous l'action de la GSS. Ce messager, reconnu par les récepteurs de la membrane ovocytaire, porte le nom de substance inductrice de la maturation.

### Synthèse de la section 25.4

Les annélides, en raison de certaines caractéristiques de leur organisation, notamment le développement important d'un système nerveux céphalisé, du système circulatoire et du cœlome, ont, sans surprise, un système de contrôle endocrinien des différentes fonctions plus élaboré comparé à ceux des plathelminthes et des nématodes. Parmi les invertébrés, le système endocrine d'un crustacé, comme l'écrevisse, contrôle des fonctions aussi diverses que la mue, la détermination du sexe, et les changements de couleur. Afin de mieux comprendre le processus de la mue, *voir les Figures 25.5 et 25.6*.

***Expliquez pourquoi le système endocrinien des échinodermes ne fournit que peu d'indications sur l'évolution des systèmes endocrines des chordés.***

## 25.5 Une vue d'ensemble du système endocrinien des vertébrés

### Compétence à acquérir

1. Décrire les deux types de glandes trouvés chez les vertébrés.

Les vertébrés ayant été beaucoup plus étudiés que les invertébrés, leur système de contrôle hormonal est donc le mieux compris. En même temps qu'évoluaient les premiers vertébrés, les cellules productrices d'hormones et les tissus se diversifiaient et les voies de contrôle se multipliaient. Des groupes de cellules nerveuses du cerveau agissent directement sur certains tissus endocrines, comme par exemple la zone médullaire des glandes adrénales. L'hypothalamus et la glande pituitaire (hypophyse) en contrôlent d'autres. D'autres encore ne sont ni sous contrôle nerveux ni sous contrôle de la glande pituitaire.

Les vertébrés renferment deux types de glandes (Figure 25.7). L'un, celui des **glandes exocrines** (Gr. *exo*, extérieur + *krinein*, séparer), sécrètent les substances chimiques dans des conduits qui se vident dans les cavités du corps ou sur les surfaces du corps (glandes mammaires, salivaires et sudoripares par exemple). Le second type, celui des **glandes endocrines** (Gr. *endo*, à l'intérieur + *krinein*, séparer) n'a pas de conduits et sécrètent les messagers chimiques, appelés hormones, directement dans l'espace intercellulaire. Les hormones diffusent ensuite dans le sang qui les transporte à travers le corps vers leurs cellules cibles.

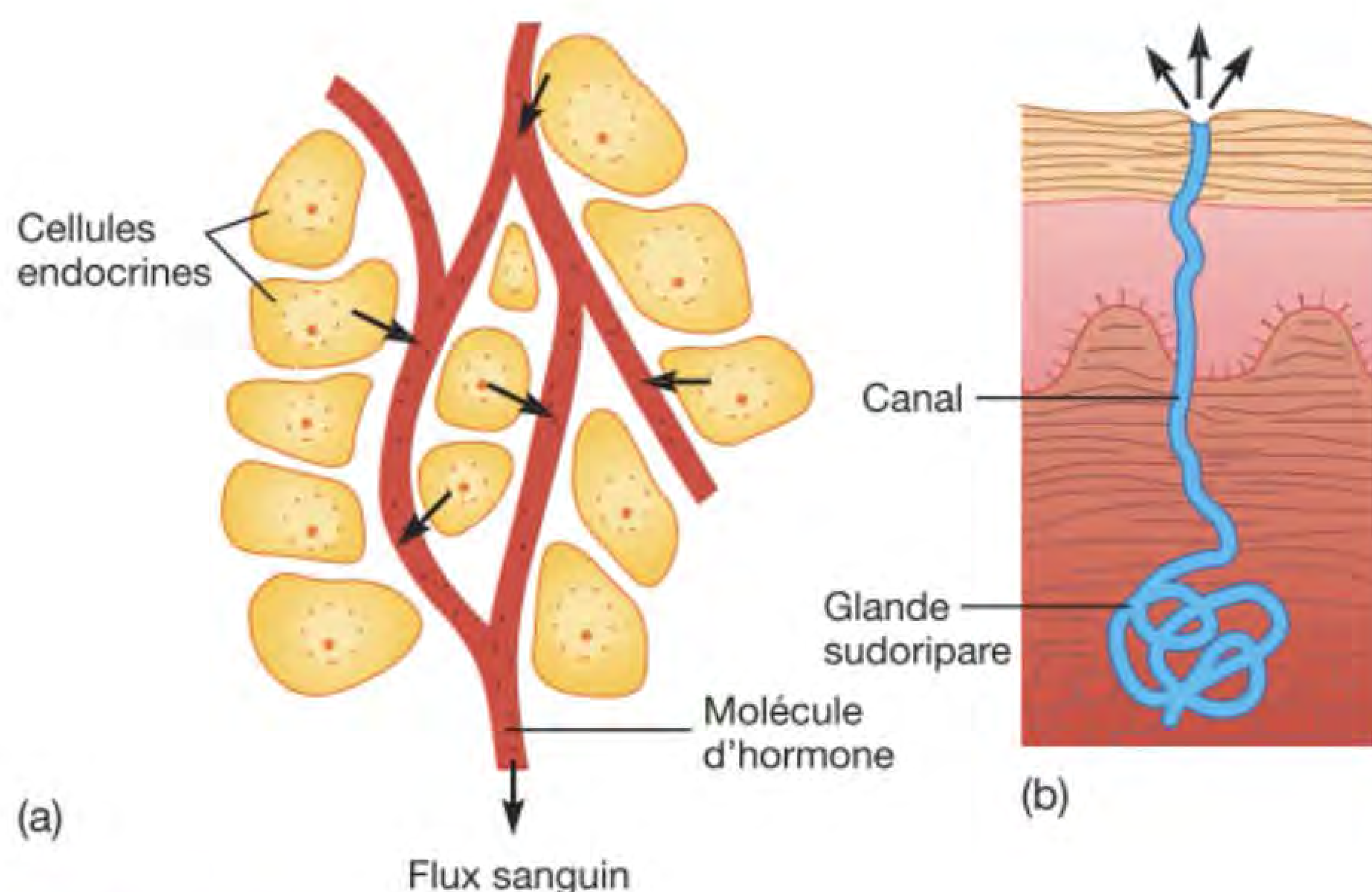



**FIGURE 25.7**

**Glandes de vertébré avec ou sans conduit (canal).** (*a*) Une glande endocrine, comme la thyroïde, sécrète les hormones dans le fluide extracellulaire. De là, les hormones passent dans les vaisseaux sanguins et sont véhiculées dans tout le corps. (*b*) Une glande exocrine, comme une glande sudoripare (sueur), sécrète le matériel (sueur) dans un canal ou conduit qui débouche à la surface du corps.

### Synthèse de la section 25.5

Deux types de glandes sont trouvés chez les vertébrés. Les glandes endocrines sécrètent les hormones dans le sang pour être distribuées par le sang dans tout le corps et agir sur les cellules et tissus spécifiques qui ont les récepteurs auxquels elles se lient ; les glandes exocrines libèrent leurs produits dans des conduits et leurs effets s'exercent là où les conduits se déchargent.

***Pourquoi connaissons-nous mieux l'anatomie et le fonctionnement des systèmes endocrines des vertébrés que ceux des invertébrés ?***

## 25.6 Systèmes endocrines des vertébrés autres que oiseaux et mammifères

### Compétences à acquérir

1. Expliquer comment la thyroxine déclenche la métamorphose chez les amphibiens.
2. Décrire l'effet de la mélatonine chez quelques vertébrés autres que les oiseaux et les mammifères.

C'est parce que ce texte exploite une approche phylogénétique pour décrire la forme et la fonction chez les animaux que la régulation endocrinienne des vertébrés autres que les oiseaux et les mammifères fait l'objet d'un paragraphe à part. Oiseaux et mammifères sont traités dans la dernière partie de ce chapitre.

Les vertébrés autres que les oiseaux et les mammifères ont des systèmes endocrines similaires sur beaucoup d'aspects, mais des différences existent. Une recherche récente a révélé trois aspects de l'endocrinologie qui présentent des différences parmi ces vertébrés :

1. Des hormones (ou neuropeptides) ayant la même fonction chez différentes espèces peuvent ne pas être chimiquement identiques.
2. Certaines hormones ont une fonction propre à une espèce ; à l'inverse, des hormones produites par une espèce peuvent être fonctionnelles chez une autre.
3. Une hormone d'une espèce donnée peut entraîner une réponse différente au niveau des mêmes cellules ou tissus cibles d'une autre espèce.

Les exemples qui suivent illustrent ces trois principes et présentent également un survol comparatif de la fonction endocrinienne chez des vertébrés choisis.

Quand on compare les groupes les plus anciens de vertébrés aux formes les plus récentes, une tendance générale apparaît : les groupes les plus anciens semblent avoir des systèmes endocrines plus simples. Ainsi, beaucoup d'hormones présentes chez les mammifères n'existent pas chez les poissons. Chez les poissons, le cerveau et la moelle épinière sont les sites producteurs d'hormones les plus importants et les autres glandes sont rudimentaires (Figure 25.8). Chez les poissons gnathostomes, trois régions principales sécrètent

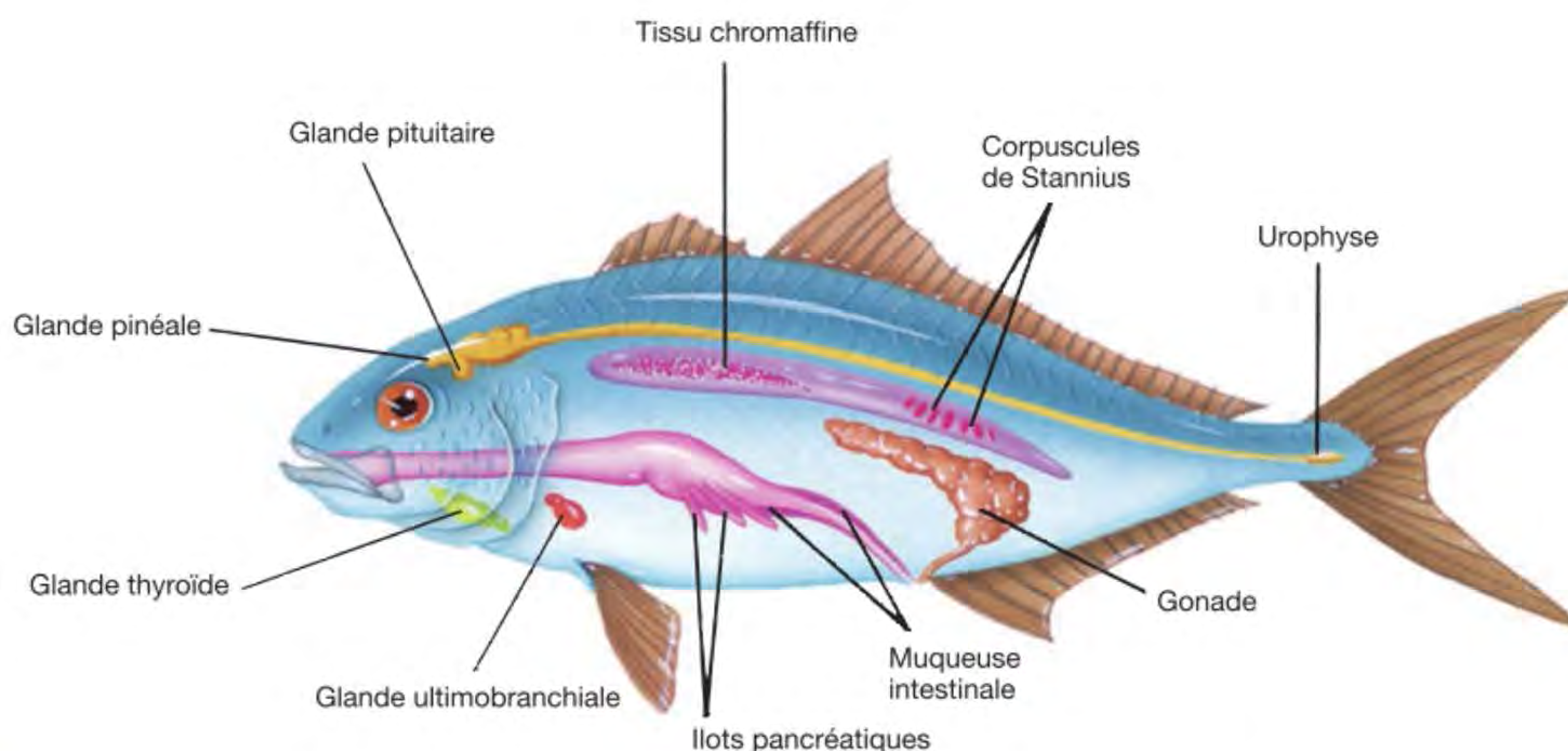



**FIGURE 25.8**

**Localisations approximatives des tissus endocrines (glandes) d'un poisson osseux.**

des neuropeptides. Les deux régions qui sont situées au niveau du cerveau sont la **glande pinéale** de l'épithalamus et les **noyaux préoptiques** de l'hypothalamus. La glande pinéale produit des neuropeptides qui affectent la pigmentation et apparemment inhibent le développement reproducteur, les deux sont stimulés par la lumière. Une hormone spécifique élaborée par la glande pinéale, la **mélatonine**, a d'importants effets sur le métabolisme du corps en synchronisant les patterns d'activité avec l'intensité de la lumière et la durée du jour. Les noyaux préoptiques synthétisent de nombreux autres neuropeptides qui contrôlent différentes fonctions chez les poissons (la croissance, le sommeil, la locomotion par exemple). La troisième région qui produit des neuropeptides est l'urophyse. L'**urophyse** (Gr. *oura*, queue + *physis*, croissance) est une structure discrète de la moelle épinière de la queue. Les neuropeptides qu'elle synthétise contrôlent l'équilibre hydrominéral, la pression du sang, et les contractions de la musculature lisse. On connaît peu de choses sur d'éventuelles autres fonctions ni sur la signification de l'absence de cette structure chez les vertébrés d'organisation plus complexe.

Chez beaucoup de poissons, d'amphibiens et de reptiles, les hormones (mélatonine) de la glande pinéale contrôlent les variations de la couleur de la peau. Quand cette hormone, produite par une espèce, est injectée dans une autre, elle peut entraîner des changements dramatiques dans la pigmentation (Figure 25.9). Ce type d'expérimentation montre que certaines hormones ont une similarité chimique étroite (principe 2), malgré la distance évolutive des animaux qui les produisent. L'hormone prolactine (produite par la **glande pituitaire**) est un autre exemple. La prolactine stimule les migrations reproductrices de beaucoup d'animaux (par exemple le déplacement des salamandres vers l'eau). La prolactine induit le comportement de couvaison chez certains poissons. Elle participe également au contrôle de l'équilibre hydrominéral et est essentielle pour préparer l'entrée en eau douce des poissons d'eau de mer durant leurs migrations de ponte.

Dans une perspective évolutive, il est prouvé que la glande thyroïde des tout premiers vertébrés dérive d'une structure en forme de poche (l'endostyle) qui filtrait les particules nutritives dans la région antérieure du tractus digestif. (*Voir encadré du chapitre 17*, Que savons-nous sur l'évolution de la glande thyroïde à partir de l'endostyle ?). Ceci explique que la glande thyroïde soit localisée dans le cou, sur la face ventrale du pharynx de tous les vertébrés. Comment ce mécanisme de nutrition a-t-il pu se convertir en glande endocrine ? Une hypothèse est que la poche, en se développant, a graduellement perdu toute connexion avec le pharynx, est devenue indépendante du tube digestif à la fois structuralement



**FIGURE 25.9**

**Contrôle hormonal de la pigmentation de la peau d'une grenouille.** La grenouille à peau claire sur la gauche a été immergée dans une eau contenant l'hormone mélatonine. Celle de droite à peau sombre a reçu une injection de MSH ou melanocyte-stimulating hormone.

et fonctionnellement. Le résultat est qu'une structure fonctionnellement nouvelle a émergé d'une structure ancestrale de fonction non apparentée. La forme de la thyroïde varie parmi les vertébrés. Ce peut être une structure simple (par exemple chez de nombreux poissons, reptiles et quelques mammifères) ou être constituée de plusieurs lobes. Les hormones principales que cette glande produit sont la thyroxine (ou $T_4$ en raison des quatre atomes d'iode qu'elle contient) et la triiodothyronine ($T_3$, trois iodes), qui contrôlent le taux de métabolisme, la croissance et la différenciation tissulaire chez les vertébrés. Parce que la $T_4$ est généralement convertie en $T_3$ par des déiodinases dans les cellules cibles, nous devons considérer $T_3$ comme l'hormone thyroïdienne majeure, bien que les concentrations en $T_4$ soient plus élevées dans le sang.

Comme le point 3 en début de section le précise, la ou les même(s) hormone(s) chez différents vertébrés peu(ven)t contrôler des processus apparentés, mais différents. Les hormones $T_4$ et $T_3$ illustrent parfaitement ce principe. Chez la plupart des animaux, ces deux hormones contrôlent le métabolisme d'une façon générale. Chez les amphibiens, elles jouent un rôle supplémentaire dans la métamorphose (Figure 25.10). Des variations spécifiques dans le temps des concentrations de trois hormones – prolactine, thyroxine et triiodothyronine – contrôlent la métamorphose de la grenouille. Des concentrations basses de $T_4$ et $T_3$ et hautes de prolactine chez les jeunes têtards stimulent la croissance larvaire, mais empêchent la métamorphose. Lorsque l'hypothalamus et la glande pituitaire se développent chez le têtard en croissance, l'hypothalamus libère la TRH (hormone qui induit la sécrétion de TSH) et l'hormone inhibitrice de la prolactine. Les concentrations de $T_4$ et $T_3$ augmentent et déclenchent le démarrage de la métamorphose. La résorption de la queue et d'autres modifications métamorphiques suivent.

Chez les poissons gnathostomes et les tétrapodes primitifs, plusieurs petites **glandes ultimobranchiales** se différencient ventralement à l'œsophage (*voir Figure 25.8*). Ces glandes produisent la calcitonine qui intervient dans la régulation de la calcémie.

Des cellules endocrines spécialisées (**tissu chromaffine**) ou des glandes (**glandes adrénales**) situées près des reins préparent certains vertébrés à des situations de stress (Figure 25.11). Ces tissus et glandes libèrent deux hormones (épinéphrine ou adrénaline et norépinéphrine ou noradrénaline) qui provoquent la vasoconstriction, l'élévation de la pression sanguine, des changements dans le rythme cardiaque et une augmentation du niveau sanguin de glucose. Ces hormones sont mises en jeu dans les réactions de « combat ou fuite ».

## Synthèse de la section 25.6

Chez les têtards en prémétamorphose, l'hypothalamus stimule la sécrétion hypophysaire de TSH. Celle-ci active la sécrétion de thyroxine par la glande thyroïde. La liaison de la thryoxine à ses récepteurs initie les changements dans l'expression des gènes responsables de la métamorphose. Tandis que la métamorphose progresse, la thyroxine atteint son niveau maximal, à la suite de quoi les membres antérieurs apparaissent et la queue se résorbe. La mélatonine a d'importants effets chez de nombreux animaux, assurant notamment la synchronisation des patterns d'activité avec l'intensité lumineuse et la durée du jour et contrôlant les variations dans la coloration de la peau.

***Précisez le mode d'intervention des deux hormones qui sont impliquées dans la réaction « lutte-ou-fuite ».***

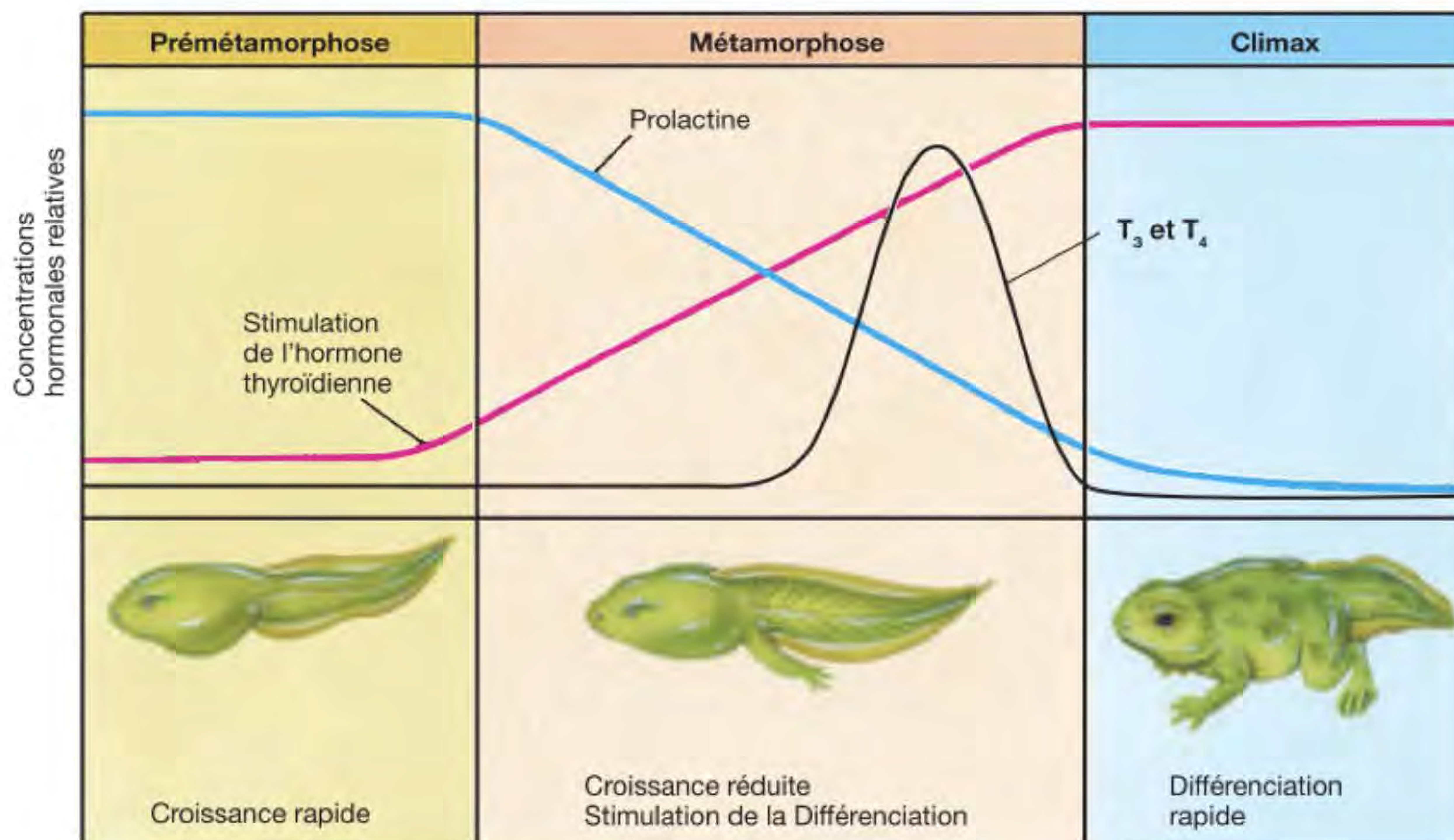



**FIGURE 25.10**

**Métamorphose du têtard de grenouille.** Les hormones thyroïdiennes triiodotyronine ($T_3$) et thyroxine ($T_4$) régulent la métamorphose du têtard aquatique de grenouille en adulte semi-terrestre ou terrestre. La glande pituitaire antérieure sécrète la stimuline thyroïdienne qui contrôle l'activité de la glande thyroïde. Durant le stade de la prémétamorphose (têtard), les glandes pituitaire et thyroïde sont relativement inactives. Cela maintient des concentrations de stimulines et des hormones $T_3$ et $T_4$ relativement basses. La forte concentration en prolactine stimule la croissance larvaire et empêche la métamorphose. Durant la métamorphose, les concentrations d'hormones thyroïdiennes augmentent en même temps que le taux de prolactine diminue. Ces fluctuations hormonales induisent la différenciation rapide en adulte au cours du climax.

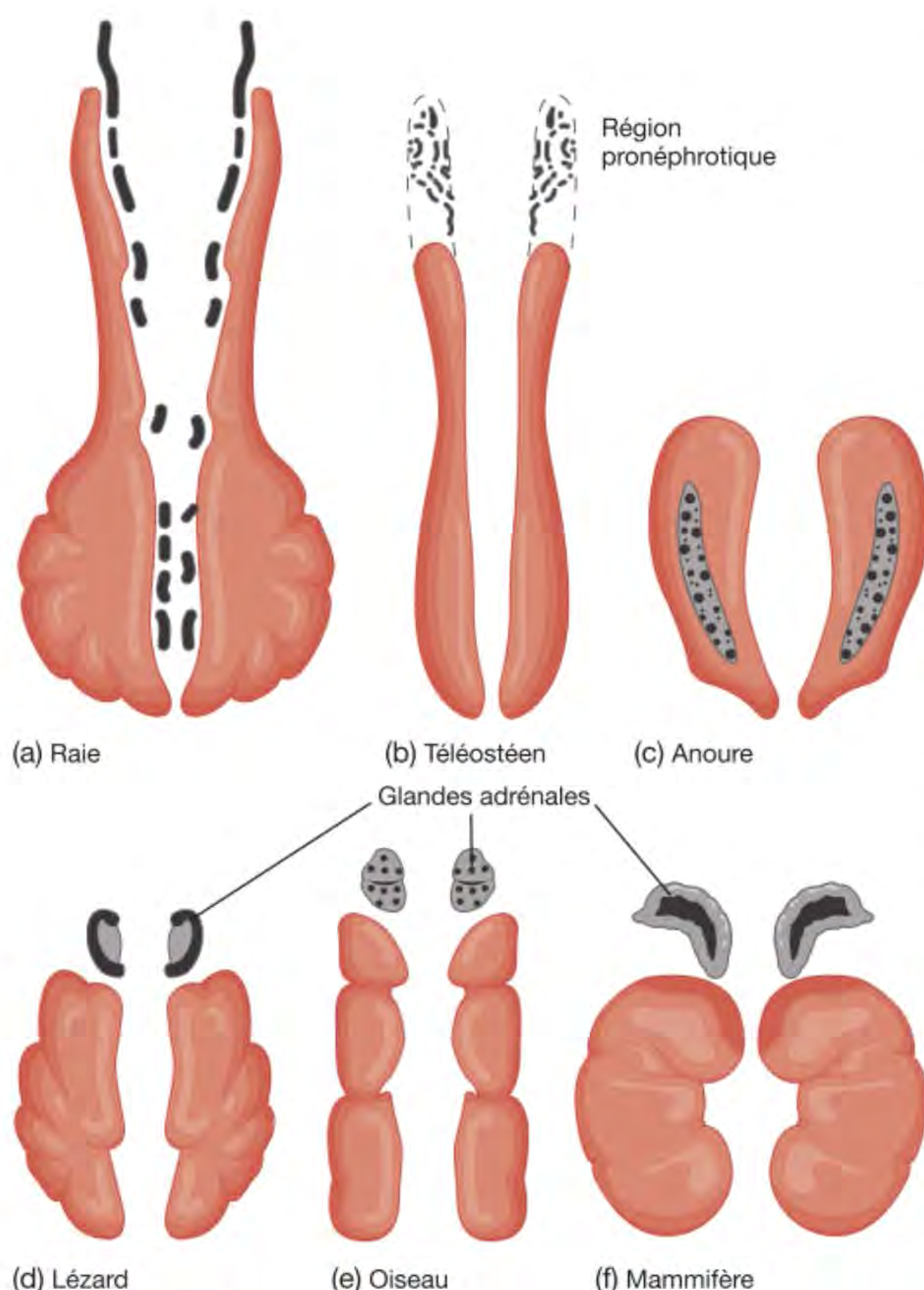



**FIGURE 25.11**

**Tissu chromaffine et Glandes adrénales de vertébrés choisis.** Le tissu chromaffine (stéroïdogénique) produit les hormones stéroïdes et est représenté en gris. Le tissu aminogénique qui produit la norépinéphrine et l'épinéphrine est en noir. Les reins sont colorés en orange. Noter la localisation inversée des deux composants chez le lézard et le mammifère. (*a*) Chez les poissons agnathes et les poissons cartilagineux (élasmobranches), le tissu aminogénique se présente sous la forme de nodules disposés près des reins. (*b*) Chez les téléostéens, le tissu chromaffine est généralement localisé à l'extrémité antérieure du rein (région pronéphrique ou pronéphrotique). (*c*) Chez les anoures, le tissu chromaffine est dispersé dans une glande diffuse sur la face ventrale de chaque rein. (*d*) Chez les lézards ce tissu forme une capsule autour du tissu producteur de stéroïdes. (*e*) Chez les oiseaux, il est dispersé dans une capsule adrénale. (*f*) Chez la plupart des mammifères, le tissu chromaffine forme une médulla adrénale et le tissu stéroïdogène constitue le cortex.

# 25.7 Systèmes endocrines des oiseaux et des mammifères

## Compétence à acquérir

1. Décrire la fonction de quelques-unes des glandes endocrines uniques trouvées chez les oiseaux et pas chez les mammifères.

À part quelques exceptions mineures, les oiseaux et les mammifères ont le même jeu de glandes endocrines (Figure 25.12). Le Tableau 25.1 présente les principales hormones que les mammifères produisent.

## Oiseaux (Reptiles aviaires)

Les glandes endocrines des oiseaux comprennent l'ovaire, les testicules, les adrénales, la pituitaire, la thyroïde, le pancréas, les parathyroïdes, la pinéale, l'hypothalamus, le thymus, les ultimobranchiales et la bourse de Fabricus (Figure 25.12*a*). Les hormones que la plupart de ces glandes produisent exercent les mêmes effets sur leurs cibles que chez les mammifères et sont donc traitées dans la section suivante. Celles qui font l'objet de ce paragraphe ont des fonctions qui sont spécifiques aux oiseaux.

Chez certains oiseaux (pigeons et colombes par exemple), la glande pituitaire sécrète la prolactine. Cette hormone stimule la production du « lait de pigeon » par desquamation (détachement des cellules) du jabot. La prolatine stimule aussi et régule la couvaison et d'autres types de comportement parental. En synergie avec les œstrogènes, elle stimule le plein développement de la **plaque incubatrice** (Figure 25.13). Cette structure permet de garder les œufs à une température comprise entre 33 et 37 °C.

La glande thyroïde de l'oiseau produit la thyroxine. En plus des fonctions assurées chez tous les vertébrés listées dans le Tableau 25.1, la thyroxine contrôle le développement normal des plumes et le cycle de mue, mais joue également un rôle dans le déclenchement du comportement migratoire.

Chez les oiseaux mâles, les testicules élaborent la testostérone. L'hormone contrôle la différenciation des caractères sexuels secondaires comme la couleur brillante du plumage, la crête (lorsqu'elle est présente) et les ergots – tous fortement impliqués dans le comportement sexuel.

Les glandes ultimobranchiales sont des structures paires de petite taille localisées dans le cou au-dessous des glandes parathyroïdes. Elles sécrètent la **calcitonine,** hormone impliquée dans la régulation de la calcémie.

La **bourse de Fabricius** est un diverticule en forme de sac de la paroi dorsale du cloaque. Bien développée au cours du développement embryonnaire, elle diminue de taille peu après l'éclosion. Ses tissus produisent des sécrétions qui contrôlent la maturation des lymphocytes B, lesquels jouent un rôle essentiel dans les réactions immunitaires (La bourse de Fabricius est, au même titre que la moelle osseuse, un organe lymphoïde primaire. La considérer comme une glande endocrine n'est pas exact. Elle n'élabore pas d'hormone ! N. d. T.).

## Mammifères

L'endocrinologie des mammifères est la mieux connue. Cela est particulièrement vrai pour l'homme. Une brève vue d'ensemble est proposée dans ce qui suit.

### *Glande pituitaire (hypophyse)*

La glande pituitaire (ou hypophyse) est située sous l'hypothalamus (à laquelle elle est reliée par la tige pituitaire N. d. T.) (*voir Figure 25.12c*). Elle comprend deux lobes distincts : le lobe antérieur (adénohypophyse) et le lobe postérieur (neurohypophyse) (Figure 25.14). Les deux lobes diffèrent sur plusieurs points : (1) l'adénohypophyse est plus grande que la neurohypophyse ; (2) les cellules sécrétrices appelées pituicytes sont dans l'adénohypophyse et non dans la neurohypophyse et (3) la neurohypophyse est riche en terminaisons nerveuses. Les pituicytes libèrent directement dans la circulation les hormones qu'ils synthétisent alors que la neurohypophyse stocke et libère, en fonction des besoins, des hormones synthétisées par des cellules neurosécrétrices de

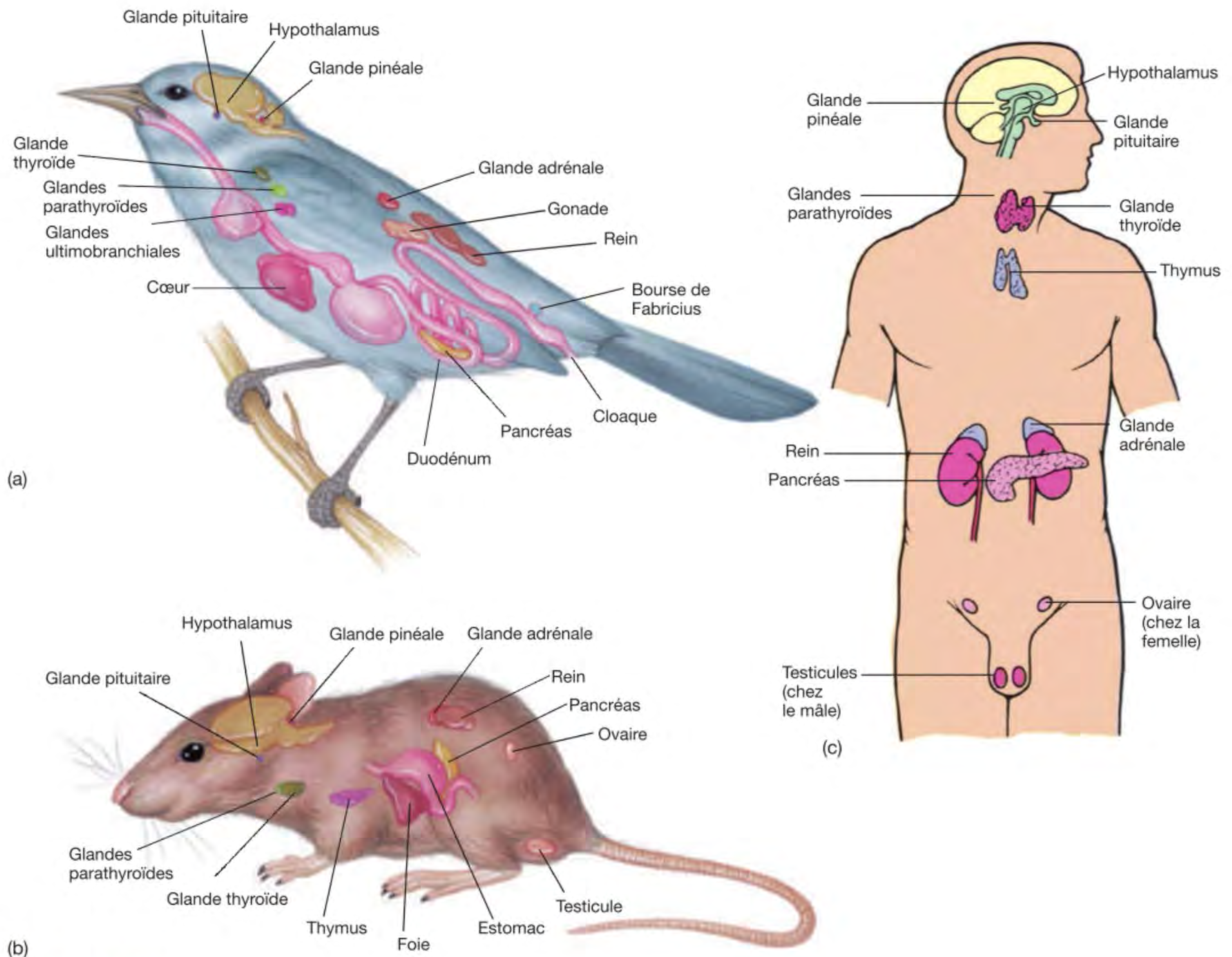



**FIGURE 25.12**

**Glandes endocrines des oiseaux et des mammifères.** Localisations des glandes endocrines principales d'un oiseau (*a*), d'un rat (*b*) et d'un être humain (*c*).

l'hypothalamus (la neurohypophyse est un organe neurohémal N. d. T.). Les axones des cellules hypothalamiques neurosécrétrices se prolongent vers la glande pituitaire en empruntant la voie d'un pédoncule rempli de cellules nerveuses et de vaisseaux sanguins et appelé infundibulum. Le pédoncule ou tige pituitaire fait donc le lien entre les systèmes nerveux et endocrine.

La glande pituitaire de beaucoup de vertébrés (mais pas les êtres humains, les oiseaux et les cétacés) est également pourvue d'un **lobe intermédiaire (pars intermedia)** fonctionnel constitué d'un tissu en grande partie glandulaire. Ses sécrétions (l'hormone stimulante des mélanophores MSH par exemple), en réponse à des stimuli extérieurs, induisent les changements de coloration de la peau de nombreux animaux.

***Hormones de la neurohypophyse*** La neurohypophyse ne synthétise pas d'hormones. Les cellules neurosécrétrices hypothalamiques produisent deux hormones, l'hormone antidiurétique et l'ocytocine, qui cheminent le long des axones jusque dans la neurohypophyse, où elles sont stockées dans les terminaisons nerveuses jusqu'à leur libération.

Les diurétiques stimulent l'excrétion de l'urine alors que les antidiurétiques ont l'effet inverse et la diminuent. Quand un mammifère commence à perdre de l'eau et à se déshydrater, l'hormone antidiurétique (ADH ou vasopressine) est libérée et augmente l'absorption de l'eau dans les reins de telle sorte que moins d'urine est éliminée. L'eau est donc retenue. Ce système de contrôle par feedback négatif restaure l'équilibre hydrominéral.

L'ocytocine joue un rôle dans la reproduction des mammifères en exerçant ses effets sur la musculature lisse. Elle stimule les contractions de l'utérus favorisant l'expulsion du fœtus et déclenche l'éjection du lait des glandes mammaires et la nutrition du nouveau-né.

On pense actuellement que ces deux hormones ont évolué à partir d'un messager chimique similaire qui était impliqué dans le contrôle de la perte d'eau et, indirectement, dans celle des

## TABLEAU 25.1
### Quelques tissus endocrines et hormones majeurs des mammifères

| SOURCE | HORMONES | CIBLES CELLULAIRES ET ACTIONS |
|---|---|---|
| Lobe antérieur de la pituitaire (adénohypophyse) | Somatotropine (STH ou growth hormone GH) | Stimule la croissance de l'os et du muscle ; initie la synthèse protéique ; affecte le métabolisme lipidique et glucidique ; augmente la division cellulaire |
| | Hormone adrénocorticotrope (ACTH) | Stimule la sécrétion des stéroïdes adrénocorticaux comme le cortisol ; est impliquée dans la réponse au stress |
| | Thyrotropine (TSH) ou Thyroid stimulating hormone | Stimule la glande thyroïde pour synthétiser et libérer les hormones thyroïdiennes ($T_3$, $T_4$) impliquées dans la croissance, le développement et le taux de métabolisme |
| | Endorphines | Diminuent la douleur |
| | Gonadotropines : hormone lutéinisante ou stimuline des cellules interstitielles (LH ou ICSH) | Dans l'ovaire : forme le corps jaune ; stimule la sécrétion de progestérone ; agit probablement en synergie avec la FSH. Dans le testicule : stimule les cellules interstitielles, induisant ainsi la sécrétion de testostérone |
| | Follicle-stimulating hormone (FSH) | Dans l'ovaire : stimule la croissance des follicules ; fonctionne avec la LH pour entraîner la sécrétion d'œstrogène et l'ovulation. Dans le testicule : agit sur les tubes séminifères et induit la spermatogenèse |
| | Prolactine (PRL) | Induit la production de lait par les glandes mammaires ; (agit sur le jabot de certains oiseaux ; stimule le comportement maternel des oiseaux) |
| Lobe intermédiaire ou postérieur de la pituitaire | Melanocyte-stimulating hormone (MSH) | (Provoque l'expansion des mélanophores d'amphibien) ; contracte les iridophores et les xanthophores ; induit la synthèse de mélanine ; obscurcit la peau ; répond aux stimuli internes |
| Lobe postérieur de la pituitaire (neurohypophyse) libère ces hormones produites par l'hypothalamus | Hormone antidiurétique (ADH ou vasopressine) | Elève la pression sanguine en agissant sur les artérioles ; provoque la réabsorption d'eau par les tubules des reins |
| | Ocytocine | Agit sur la glande mammaire après la naissance et provoque l'éjection de lait ; entraîne les contractions de l'utérus ; a une action possible sur la parturition et le transport du sperme dans le tractus génital femelle |
| Hypothalamus | Thyrotropin-releasing hormone(TRH) ou thyrolibérine | Stimule la libération de TSH par la glande pituitaire antérieure |
| | Adrenocorticotropin-releasing hormone(CRH) ou cortico-libérine | Stimule la libération d'ACTH par la pituitaire antérieure |
| | Gonadotropin- releasing hormone (GnRH) ou gonadolibérine | Stimule la libération de gonadotropine par la pituitaire antérieure |
| | Prolactin-inhibiting factor (PIF) | Inhibe la libération de prolactine par la pituitaire antérieure |
| | Somatostatine | Inhibe la libération de STH par la pituitaire antérieure |
| Glande thyroïde | Thyroxine, triiodothyronine | Affectent la croissance, la métamorphose des amphibiens, la mue et le taux de métabolisme chez les oiseaux ainsi que le développement des mammifères |
| Glandes parathyroïdes | Calcitonine | Diminue le taux de calcium sanguin en inhibant le catabolisme osseux |
| Pancréas, cellules des îlots | Parathormone | Régule la calcémie ; active la vitamine D |
| | Insuline (des cellules béta) | Stimule la synthèse de glycogène et l'utilisation du glucose après capture à partir du sang |
| | Glucagon (des cellules alpha) | Augmente la glycémie ; stimule l'hydrolyse du glycogène dans le foie |
| Cortex adrénal (cortex surrénal) | Glucocorticoïdes (cortisol) | Induit la synthèse des glucides et l'hydrolyse des protéines ; initie des actions anti-inflammatoires et anti-allergiques ; est un médiateur dans la réponse au stress |
| | Minéralocorticoïdes (aldostérone) | Régulent la rétention du sodium et du potassium perdus au niveau des reins ainsi que l'équilibre hydrique |
| | Androgènes | Effet virilisant |
| Médulla adrénale (médullosurrénale) | Epinéphrine (adrénaline) | Mobilise le glucose ; accroît le flux sanguin à travers le muscle squelettique ; augmente la consommation d'oxygène ; augmente le rythme cardiaque |
| | Norépinéphrine | Elève la pression sanguine ; contracte les artérioles et les veinules |

**TABLEAU 25.1** *suite*

| | | |
|---|---|---|
| Testicules | Androgènes (testostérone, dihydrotestostérone) | Maintiennent les caractéristiques sexuelles mâles ; déclenchent la spermatogenèse |
| Ovaires | Oestrogènes (oestradiol) | Maintiennent les caractéristiques sexuelles femelles ; déclenchent l'ovogenèse |
| Corps jaune | Progestérone | Maintient la gestation ; stimule le développement des glandes mammaires |
| Tissu adipeux | Leptine | Aide à contrôler l'appétit, le métabolisme ; la reproduction |
| Tractus gastrointestinal | Gastrine | Contrôle la motilité du GI et les sécrétions |
| | Sécrétine | Sécrétion de la bile par la vésicule biliaire |
| | Cholécystokinine (CCK) | Sécrétion de la bile par la vésicule biliaire |
| | Motiline | Sécrétion de la bile par la vésicule biliaire |
| Cœur | Peptide natriurétique atrial | Sécrétion de sodium par les reins ; pression sanguine |
| Reins | Erythropoïétine | Production d'érythrocytes dans la moelle osseuse |
| | 1, 25-dihydrovitamine D | Absorption de calcium au niveau du tractus gastro-intestinal |
| | Urotensine | Constriction des artères principales |
| Glande pinéale | Mélatonine | Maturité sexuelle ; rythmes corporels |
| Placenta | Gonadotropine chorionique | Sécrétion par le corps jaune |
| | Oestrogènes | Voir ovaires |
| | Progestérone | Voir ovaires |
| | Lactogène placentaire | Développement de la glande mammaire |
| Foie | Insulin-like growth factor (IGF) | Division cellulaire et croissance |
| Thymus | Thymopoïétine | Fonction des lymphocytes T |

Barrett/Abramoff/Kumaran/Millington, BIOLOGY, ©1986, p. 383, adapté avec la permission de Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

concentrations des solutés. En témoigne le fait que le neurophypophyse est plus volumineuse chez les animaux qui vivent dans les régions arides du globe, là où la conservation de l'eau est cruciale. Par ailleurs, les deux hormones ont des séquences d'acides aminés identiques à l'exception de deux.

***Hormones de l'adénohypophyse*** La véritable portion endocrine de la glande pituitaire est l'adénohypophyse, qui synthétise six hormones différentes (Figure 25.14). Toutes ces hormones sont des polypeptides et, à l'exception de deux d'entre elles, sont des tropines ou stimulines qui ont pour cibles d'autres glandes endocrines. Les deux exceptions sont l'hormone de croissance et la prolactine.

L'hormone de croissance (GH growth hormone) ou hormone somatotrope ou somatotropine (STH) (ce terme peut prêter à confusion en fonction de ce qui vient d'être écrit, mais son ambiguïté est levée si l'on tient compte des cibles de l'hormone N. d. T.). Elle n'a pas pour cible un tissu particulier, mais affecte toutes les parties du corps concernées par la croissance. Elle induit directement la division cellulaire nécessaire pour la croissance et la synthèse protéique dans la plupart des types cellulaires en stimulant la prise des acides aminés, la synthèse d'ARN et l'activité ribosomale.

De toutes les hormones hypophysaires, la prolactine est celle qui a le plus large éventail d'actions. Elle joue un rôle essentiel dans plusieurs aspects de la reproduction. Elle stimule, par exemple, les migrations reproductrices de certains mammifères, comme l'élan et le caribou. La prolactine stimule le développement des glandes mammaires et la production du lait chez les mammifères femelles. (L'ocytocine stimule l'éjection du lait, mais non sa production).

La thyrotropine ou stimuline thyroïdienne (thyreo-stimulating hormone TSH) stimule la synthèse et la sécrétion de thyroxine.

L'hormone adrénocorticotrope (ACTH) a pour cible la glande adrénale (glande surrénale encore dénommée capsule surrénale N. d. T.) et y active la production et la sécrétion de glucocorticoïdes (cortisol). La sécrétion de l'ACTH est contrôlée par une libérine d'origine hypothalamique (CRH pour Corticotrope Releasing Hormone) dont la sécrétion est elle-même régulée par un feedback dans lequel sont impliqués des facteurs comme le stress, l'insuline, l'ADH et d'autres hormones.

L'adénohypophyse émet deux gonadotropines (ou stimulines des gonades) : l'hormone lutéinisante et la stimuline des follicules. La première (LH) doit son nom au corps jaune ou corpus luteum, un tissu endocrine transitoire des ovaires qui sécrète les hormones sexuelles femelles, œstrogènes et, surtout, progestérone. Chez la femelle, une augmentation du taux de LH dans le sang provoque l'ovulation, c'est-à-dire la libération de l'œuf mature par l'ovaire (l'ovulation est, très exactement, l'émission, par l'ovaire, de l'ovule c'est-à-dire du gamète femelle mature, susceptible d'être fécondé et promouvoir le développement N. d. T.). Chez le mâle, les cellules cibles de la LH sont celles qui, dans les testicules, sécrètent l'hormone mâle testostérone. Chez la femelle, la stimuline folliculaire (FSH), comme son nom l'indique, stimule la croissance et la maturation des follicules et la synthèse des œstrogènes. Chez le mâle, la FSH agit sur les cellules germinales et contrôle le déroulement de la spermatogenèse.

La glande pinéale (ou corps pinéal) est ainsi nommée en raison de sa forme qui rappelle celle d'un cône de pin. Ces cellules

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

### L'évolution de nouveaux récepteurs pour l'hormone prolactine rend compte de ses diverses fonctions

Aucune autre hormone polypeptidique n'a un répertoire aussi étendu d'actions biologiques que la prolactine. Comme cela a été indiqué dans ce chapitre, une hormone donnée peut avoir des effets multiples, souvent sans relation, en raison de la présence de récepteurs différents sur des cellules cibles diverses. Cela illustre la tendance qu'ont les hormones d'acquérir de nouvelles fonctions plutôt que de faire appel à l'évolution de nouvelles hormones. Par exemple, la prolactine est une hormone majeure d'adaptation au milieu d'eau douce (régulation de l'équilibre osmotique) des poissons euryhalins – poissons qui s'adaptent à une grande marge de concentrations salines. La prolactine stimule de nombreux aspects du développement de la peau (par exemple la mue chez les reptiles et la mise à nu des plaques incubatrices de l'oiseau ; *voir Figure 25.13*). La prolactine stimule la sécrétion épidermique de mucus qui nourrit les jeunes éclos de certains téléostéens. Elle a aussi des effets lipogéniques en induisant des dépôts cycliques de lipides chez beaucoup de vertébrés et elle affecte le métabolisme des glucides. Elle stimule la production du lait de pigeon par le jabot des oiseaux et de lait par les glandes mammaires des mammifères. Chez certains urodèles, elle conditionne la migration vers les mares à l'approche de la maturité sexuelle et, chez les oiseaux, elle induit de nombreux aspects du comportement parental comme la confection des nids, le retournement et l'incubation des œufs ainsi que la protection des couvées. Chez les rats, enfin, elle active le cycle oestrien.

La prolactine est une hormone ancienne, trouvée chez tous les vertébrés et sa séquence génétique suggère qu'elle dérive d'un gène plus ancien qu'elle partage avec l'hormone de croissance dont elle a divergé. De ce qui précède ressort que cette hormone assure des rôles très variés chez des animaux appartenant à des groupes différents. Ceci témoigne du fait que de nouveaux récepteurs capables d'interagir avec la même hormone sont apparus au cours de l'évolution.

La sélection naturelle a maintenu ses récepteurs chez les vertébrés actuels. Bien que les nombreux effets semblent ne pas avoir de lien entre eux, les recherches en cours pourraient éventuellement mettre en évidence un principe simple qui unifierait l'ensemble de ces observations et les données de la biologie moléculaire relatives à ces nombreux récepteurs identifiés chez différents vertébrés.

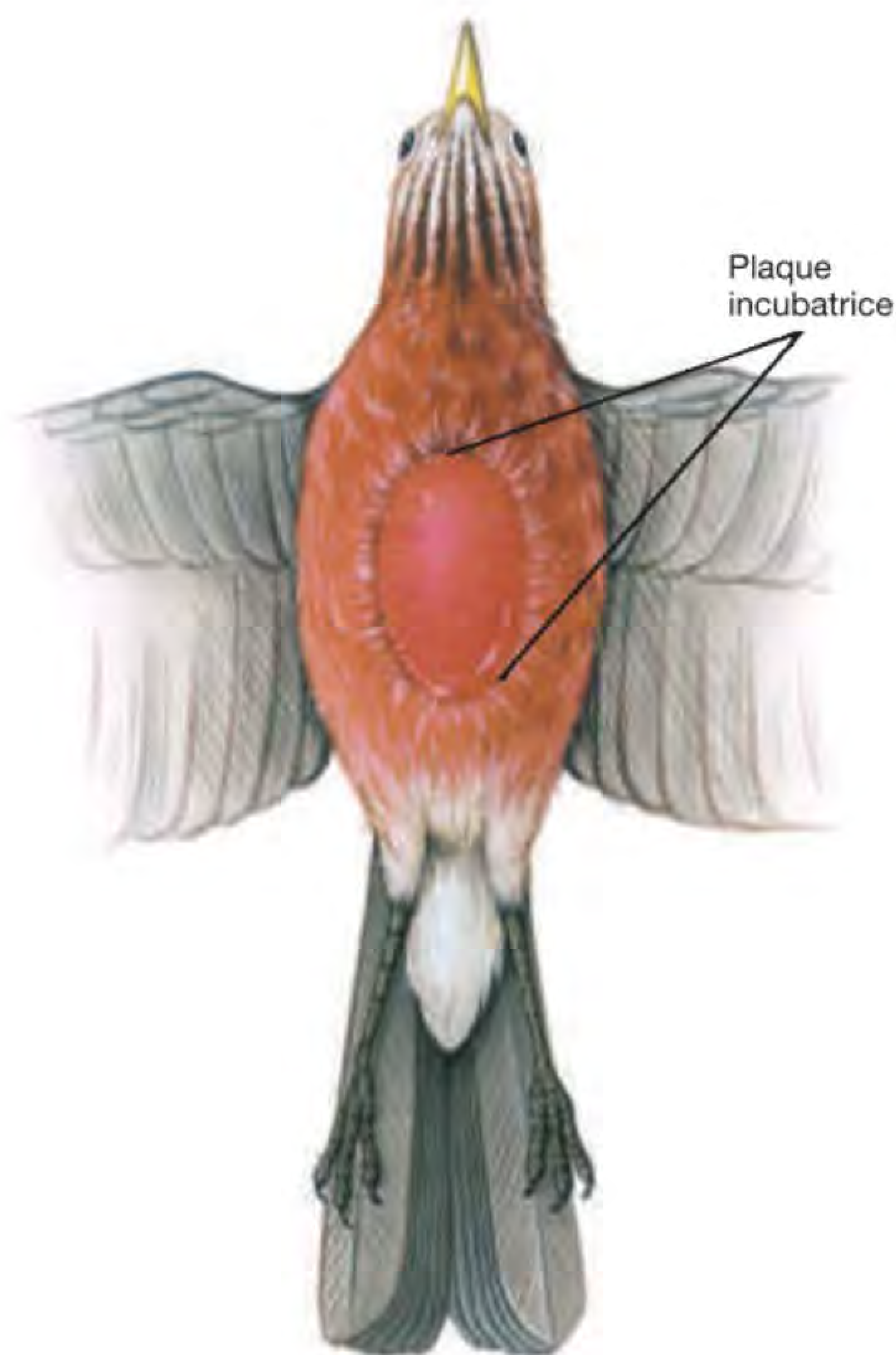



**FIGURE 25.13**

**Une plaque incubatrice d'oiseau.** Dans cet exemple, une plaque incubatrice apparaît chez le rouge-gorge (sous l'effet de la prolactine) quelques jours avant que les œufs ne soient pondus. La prolactine provoque la chute des plumes de l'abdomen du rouge-gorge et la zone ainsi mise à nu gonfle et s'enrichit en vaisseaux sanguins. Après la ponte, l'oiseau reste dans le nid et met cette région chaude au contact des œufs, transférant ainsi la chaleur aux embryons en cours de développement.

dérivent des photorécepteurs des vertébrés inférieurs ; elles synthétisent la mélatonine et sont plus actives la nuit. La lumière inhibe les enzymes qui catalysent la synthèse de l'hormone. Parce qu'elle est produite de façon cyclique, la mélatonine peut affecter différents processus physiologiques et les ajuster aux cycles diurnes (rythmes circadiens) et saisonniers. L'utilisation de la mélatonine par les mammifères est une adaptation évolutive qui permet aux périodes d'activité de correspondre avec les moments de l'année où les conditions environnementales sont optimales. Chez les êtres humains, une diminution de la sécrétion de mélatonine participe au déclenchement de la puberté, point de départ de la maturation des structures associées à la reproduction.

## *Glande thyroïde*

La **glande thyroïde**, localisée dans le cou, est située antérieurement à la trachée (*voir Figure 25.12*). Deux de ses sécrétions, la thyroxine et la triiodothyronine, influencent d'une façon générale, la croissance, le développement et les taux de métabolisme. L'autre hormone thyroïdienne, la calcitonine, participe au contrôle des niveaux extracellulaires des ions calcium ($Ca^{2+}$) en favorisant le dépôt et la concentration de ces ions dans les os. Une fois que la calcémie revient à sa concentration d'équilibre (concentration homéostatique) la sécrétion de calcitonine par les cellules thyroïdiennes concernées, décroît.



**Animation**
**Mécanismes de l'action de la thyroxine**

## *Glandes parathyroïdes*

Les **glandes parathyroïdes** sont de la taille de petits pois, emprisonnées dans les lobes de la thyroïde, habituellement au nombre de deux par lobe (*voir Figure 25.12*). Elles sécrètent la parathormone (PTH), qui régule les concentrations des ions calcium ($Ca^{2+}$) et phosphate (HPO2-4) dans le sang (calcémie et phosphatémie).

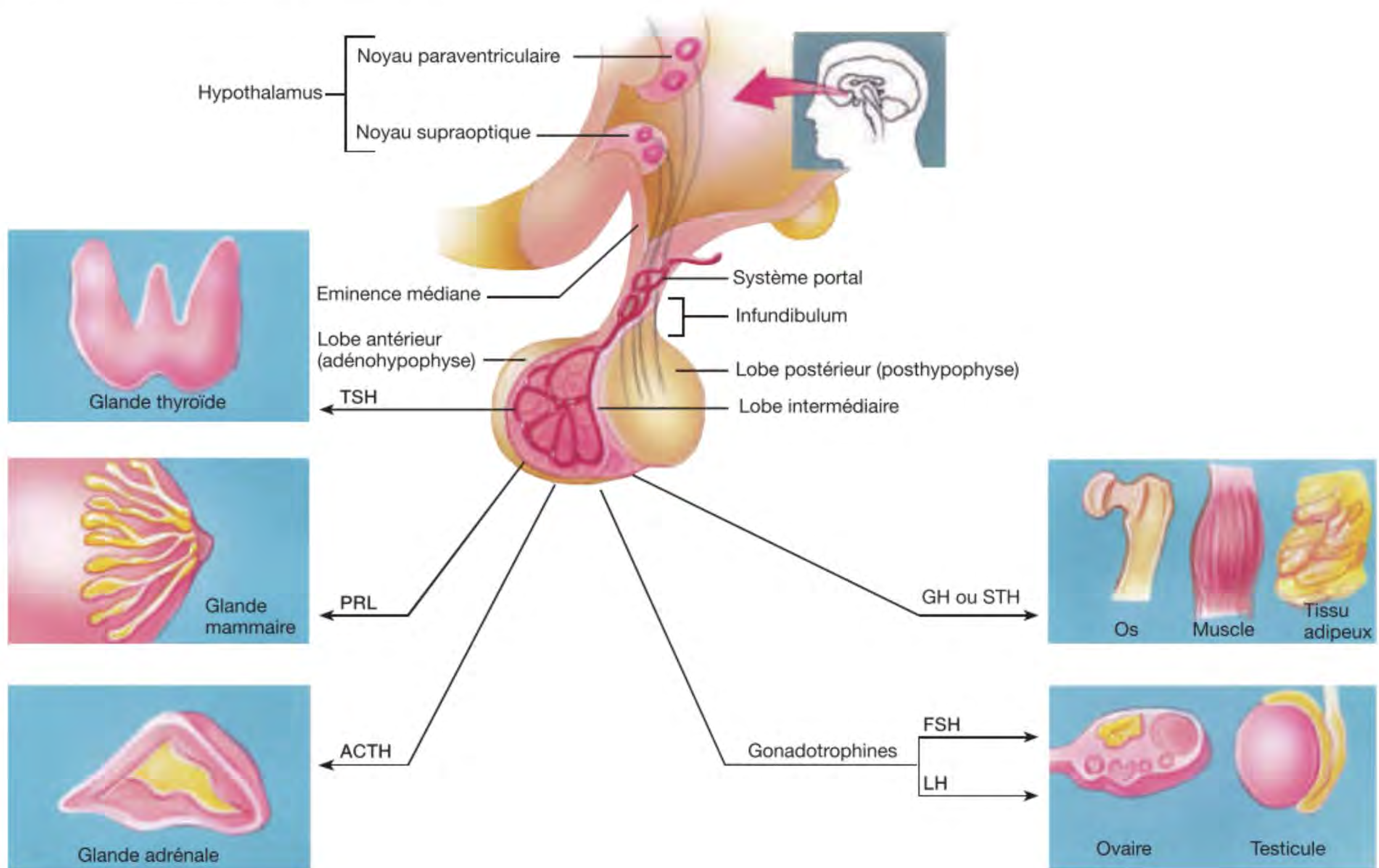



**FIGURE 25.14**

**Liens fonctionnels entre la glande pituitaire et l'hypothalamus.** Les cibles de chaque hormone sont représentées dans les encadrés. Les vaisseaux sanguins du système porte hypothalamo-hypophysaire font le lien fonctionnel entre l'hypothalamus et l'adénohypophyse ; les axones des cellules neurosécrétrices de l'hypothalamus établissent le lien entre l'hypothalamus et la neurohypophyse. (TSH = thyroïd stimulating hormone ; PRL = prolactine ; ACTH = hormone adrénocorticotrope ; GH = growth hormone ou hormone de croissance ; STH = somatotropine ou hormone somatotrope ; FSH = follicle – stimulating hormone ; LH = luteinizing ou hormone lutéinisante.) (N. d. T. Certaines appellations, très connues, ne sont pas traduites).

Quand la calcémie est basse, la sécrétion de PTH s'accroît et entraîne la libération de calcium à partir de la réserve osseuse (activation des cellules osseuses qui détruisent la matrice osseuse, ces cellules sont des ostéoclastes N. d. T.) et sa solubilisation dans le sang. La PTH, conjointement, stimule l'absorption du calcium par les cellules de l'intestin grêle. Enfin, l'hormone favorise la réabsorption du calcium au niveau des reins provoquant corrélativement une chute du calcium excrété dans les urines. La Figure 25.15 illustre le contrôle par feedback négatif de la parathormone.

## Glandes adrénales

Chez les mammifères les glandes adrénales, au nombre de deux, sont situées au sommet des reins (d'où le nom de glandes surrénales ou encore de capsules surrénales N. d. T.). Chaque glande contient deux tissus glandulaires occupant deux régions séparées. La région interne est la médulla, la région externe qui l'entoure est le cortex.

***Cortex adrénal*** Il sécrète trois classes d'hormones stéroïdes : glucocorticoïdes (cortisol), minéralocorticoïdes (aldostérone) et hormones sexuelles (androgènes, œstrogènes). Les glucocorticoïdes, comme le **cortisol,** participent à la régulation du métabolisme dans son ensemble et de la concentration de sucre dans le sang. Ils interviennent également dans les réponses de défense contre l'infection et les blessures des tissus. L'aldostérone aide à maintenir les concentrations de sels dans le sang (notamment le sodium) quand celles-ci changent suite à une prise alimentaire excessive ou à l'activité métabolique. L'aldostérone est impliquée dans la réabsorption du sodium au niveau des reins et, en conséquence celle de l'eau ; ainsi, elle joue un rôle majeur dans le maintien de l'homéostasie du fluide extracellulaire. Dans les conditions normales, les hormones sexuelles que le cortex produit, n'ont qu'un effet mineur sur les gonades mâles et femelles. Ces hormones sont des androgènes chez le mâle et des œstrogènes chez la femelle.

***Médulla adrénale*** La médulla adrénale est sous contrôle nerveux. Elle contient des cellules neurosécrétrices qui élaborent et sécrètent l'épinéphrine (adrénaline) et la norépinéphrine (noradrénaline). Les deux contrôlent le rythme cardiaque et le métabolisme des glucides. Des centres cérébraux et l'hypothalamus régulent les sécrétions par la voie des nerfs sympathiques.

Dans les cas d'excitation, d'urgence ou de stress, la médulla contribue à la mobilisation générale du corps à travers le système nerveux sympathique. En réponse à l'épinéphrine et la norépinéphrine, le rythme cardiaque augmente, le flux sanguin vers les organes vitaux s'accélère, les voies aériennes dans les poumons se dilatent et plus d'oxygène est délivré à toutes les cellules du corps. Cet ensemble d'évènements est souvent appelé la réponse de lutte-ou-fuite et permet au corps de réagir fortement et rapidement à l'urgence.

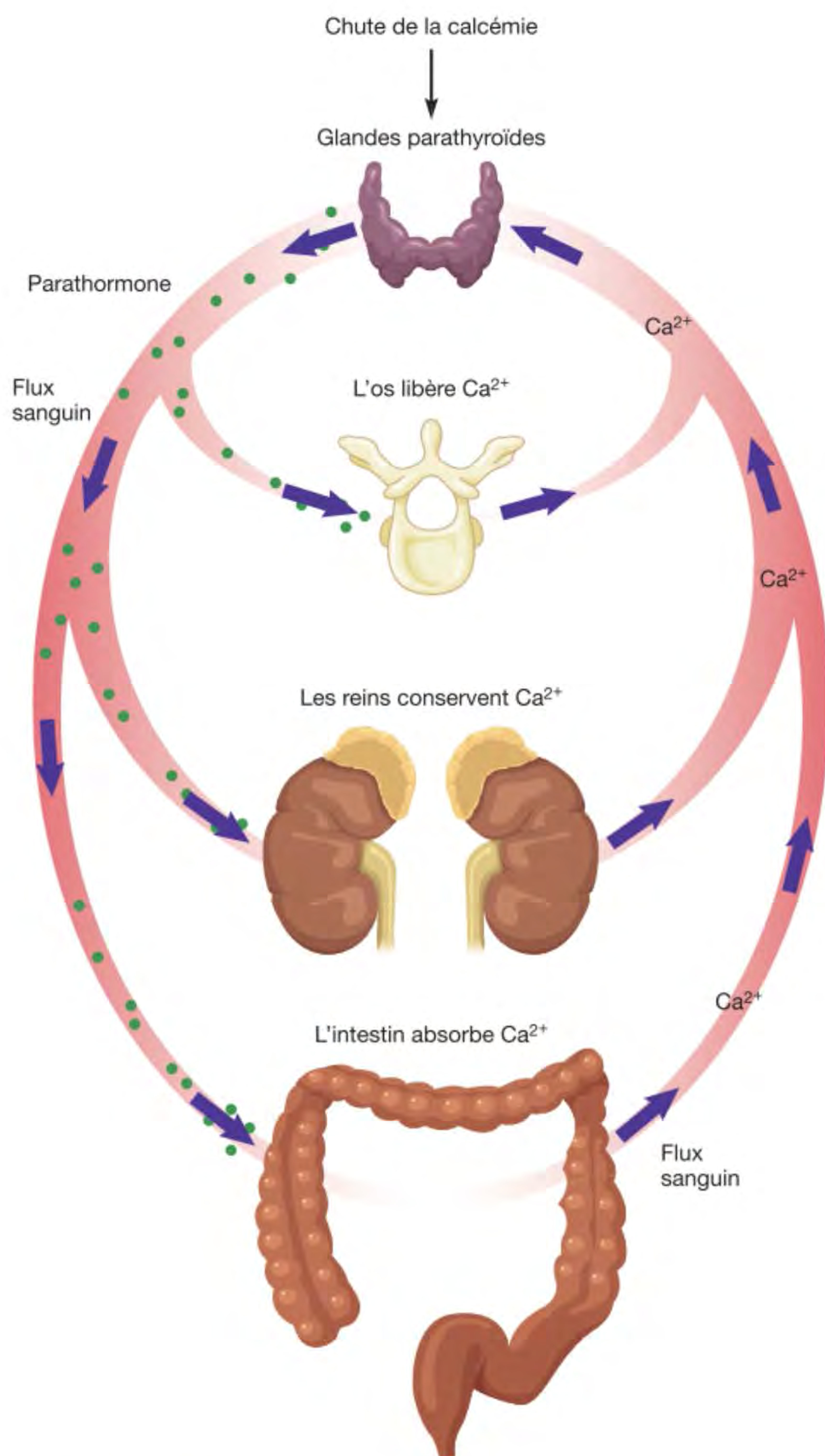



**FIGURE 25.15**

**Feed-back hormonal.** Mécanisme de feed-back négatif des glandes parathyroïdes (parathormone). La parathormone stimule la libération de calcium par les os et la conservation du calcium par les reins. Elle stimule indirectement l'absorption de calcium par l'intestin. Le résultat en est une augmentation de la calcémie (taux de calcium dans le sang) et l'inhibition de la sécrétion de parathormone.

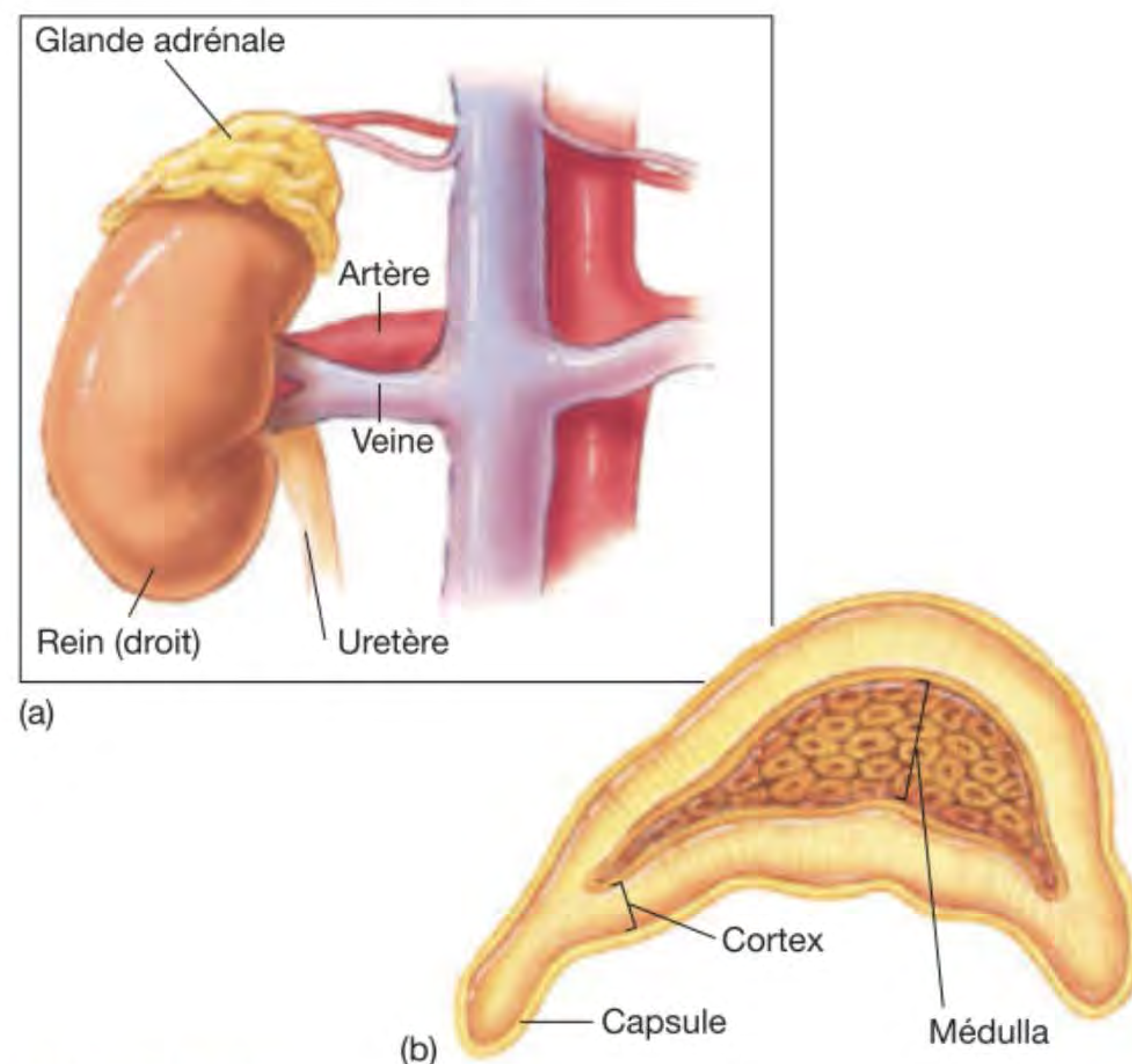



**FIGURE 25.16**

**Glande adrénale d'un mammifère.** (*a*) Une glande adrénale est localisée au pôle supérieur de chaque rein. (*b*) Chaque glande contient deux régions distinctes à la fois structuralement, fonctionnellement et ontogénétiquement. Le cortex, région externe, est endocrine et produit les glucocorticoïdes (cortisol), les minéralocorticoïdes (aldostérone) et les androgènes (hormones sexuelles). La médulla, interne, est un tissu nerveux qui produit l'épinéphrine (adrénaline) et la norépinéphrine (noradrénaline).

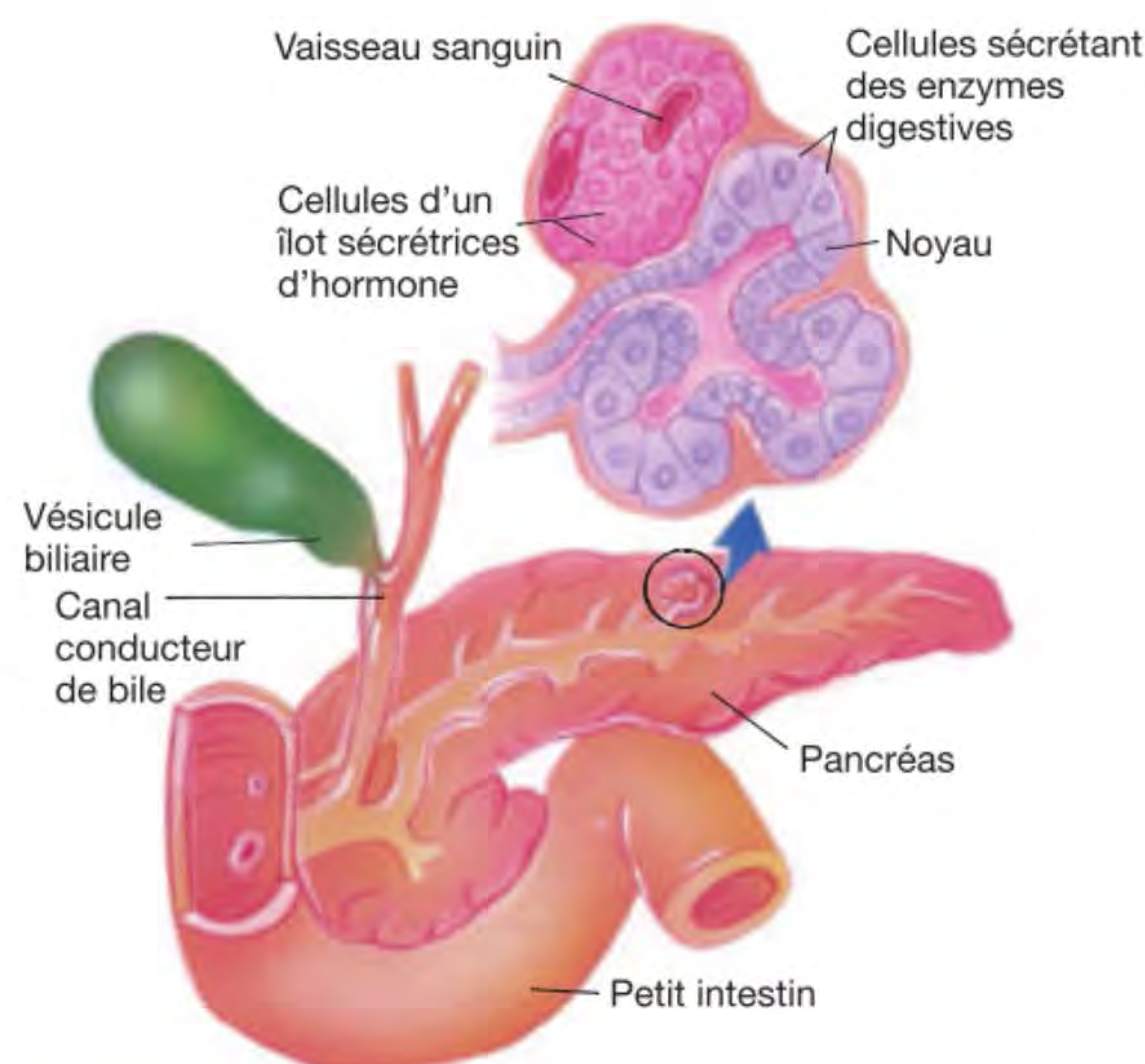



**FIGURE 25.17**

**Pancréas.** Les cellules sécrétrices d'hormone du pancréas sont agencées en clusters ou îlots auxquels sont étroitement associés des vaisseaux sanguins. D'autres cellules pancréatiques sécrètent des enzymes digestives dans des canaux.

## *Pancréas*

Le pancréas est un organe allongé, charnu, situé postérieurement à l'estomac (Figure 25.17). C'est, à la fois, une glande exocrine (avec des conduits ou canaux) qui sécrète des enzymes digestives et une glande endocrine (dépourvu de canaux). La portion endocrine ne représente pas plus de 1 % de la glande. Elle synthétise, accumule et sécrète des hormones à partir de groupes de cellules isolés en îlots (îlots de Langerhans N. d. T.).

Le pancréas contient entre 200 000 à 2 000 000 **îlots pancréatiques (ou îlots de Langerhans)** disséminés à travers la glande. Chaque îlot contient quatre types spécifiques de cellules appelés cellules alpha (α), béta (β), delta (δ) et cellules F. Les cellules alpha

produisent le glucagon et les cellules béta, l'insuline. Les cellules delta sécrètent la somatostatine, le facteur hypothalamique inhibiteur de l'hormone de croissance qui bloque également la sécrétion de glucagon et d'insuline. Les cellules F émettent un polypeptide pancréatique, libéré dans le sang après un repas et qui inhibe la sécrétion de somatostatine, la contraction de la vésicule biliaire et la sécrétion des enzymes digestives pancréatiques.

Quand la concentration sanguine en glucose est élevée, comme c'est le cas après un repas, les cellules béta sécrètent l'insuline. Celle-ci favorise la capture du glucose par les cellules de l'organisme, notamment les cellules du foie qui convertissent l'excès de glucose en glycogène (polysaccharide de réserve) (l'insuline est une hormone hypoglycémiante N. d. T.). L'insuline et le glucagon sont essentiels pour la régulation de la glycémie. Quand celle-ci est basse, les cellules alpha sécrètent le glucagon. Celui-ci active la dégradation du glycogène en molécules de glucose que les cellules hépatiques libèrent dans le sang de manière à ramener le taux de glucose à sa valeur d'équilibre. (Le glucagon est une hormone hyperglycémiante, N. d. T.). La Figure 25.18 illustre le contrôle par feedback négatif de la sécrétion de glucagon et d'insuline et le maintien du glucose sanguin à des concentrations appropriées.

## Gonades

Les **gonades** (ovaires et testicules) sécrètent les hormones qui participent au contrôle de la fonction reproductrice. Chez le mâle, les testicules synthétisent et libèrent la testostérone, qui agit en synergie avec la LH et la FSH produites par l'adénohypophyse pour stimuler la spermatogenèse. La testostérone est également nécessaire pour la croissance et le maintien des organes sexuels mâles, ainsi que la mise en jeu et le maintien du comportement sexuel et la différenciation des caractères sexuels secondaires. Chez l'homme, cela se traduit par le développement de la pilosité faciale et pubienne et l'élargissement du larynx entraînant la mue de la voix qui devient plus grave. Les testicules sécrètent l'inhibine, qui bloque la sécrétion de FSH.

Quatre classes majeures d'hormones ovariennes interviennent dans la régulation de la fonction de reproduction. Les œstrogènes (oestriol, œstrone et œstradiol) participent au contrôle des cycles menstruels et oestriens, au développement des glandes mammaires et d'autres caractères sexuels secondaires femelles. Les progestines (principalement la progestérone) régulent aussi les cycles, le développement des glandes mammaires et sont impliquées dans la mise en place du placenta durant la grossesse. La relaxine, qui est produite en petites quantités, assouplit l'ouverture de l'utérus (cervix) au moment de la parturition. Les ovaires produisent également l'inhibine qui a les mêmes effets que chez les mâles.

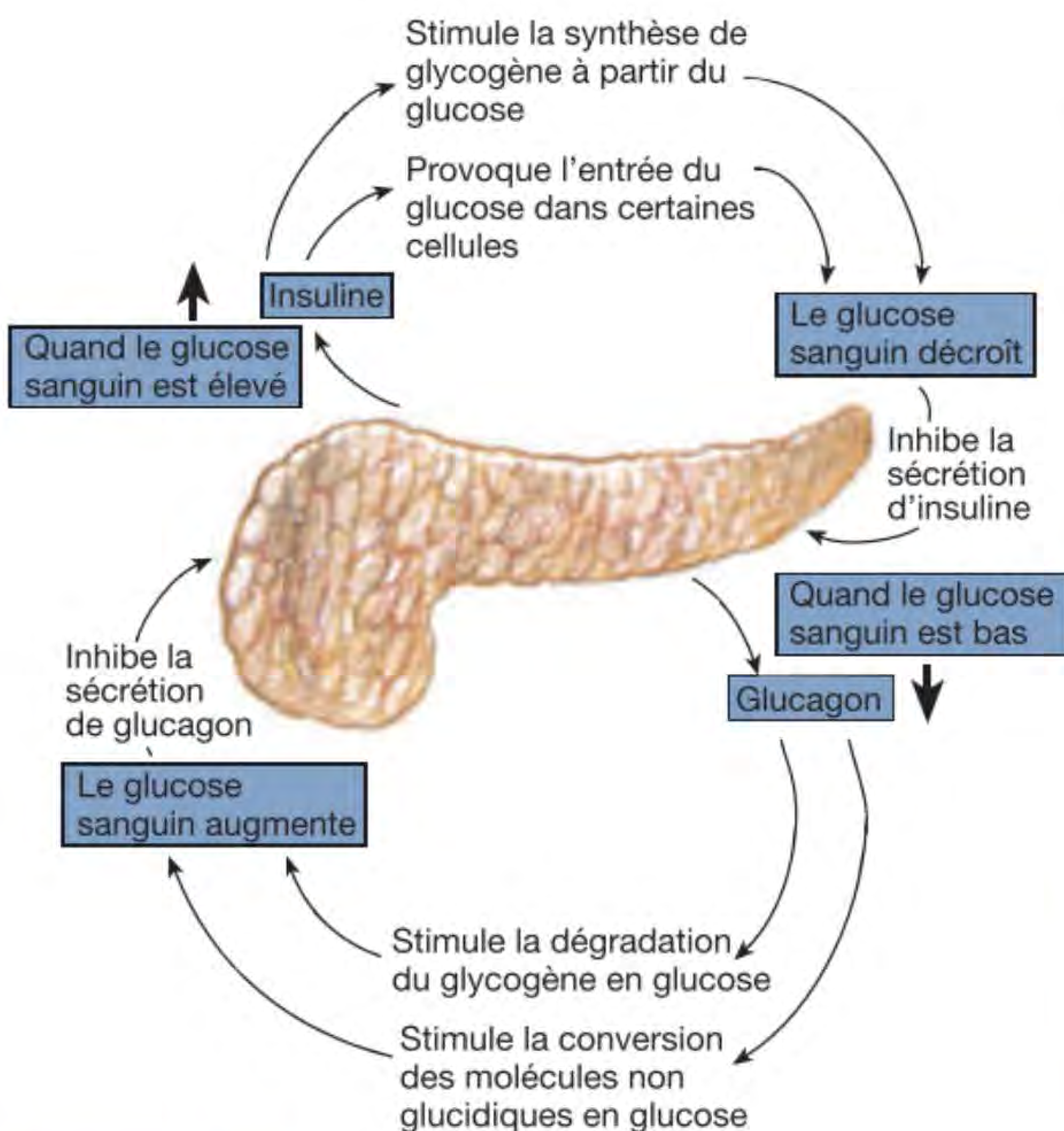



**FIGURE 25.18**

**Deux hormones pancréatiques (insuline et glucagon) régulent la concentration du glucose sanguin (homéostasie).** Le mécanisme de régulation de la sécrétion de glucagon et d'insuline par feed-back est impliqué dans le maintien d'une relative stabilité de la concentration du glucose sanguin.

## Thymus

Le **thymus ou glande thymique** est localisée près du cœur (*voir Figure 25.12*). Elle est volumineuse et donc bien apparente chez les jeunes oiseaux et les jeunes mammifères, mais diminue de taille à l'âge adulte. Le thymus produit des peptides hormonaux, incluant la thymopoïétine (TP) et les thymosines $\alpha_1$ et $\beta_4$ qui sont indispensables au développement du système immunitaire.

### Synthèse de la section 25.7

Les fonctions endocriniennes spécifiques des oiseaux sont : la production du « lait de pigeon » stimulée par la prolactine émise par la glande pituitaire ; le développement des plumes et la mue contrôlée par la thyroxine émise par la thyroïde ; la coloration vive du plumage des mâles sous l'influence de la testostérone émise par les testicules ; la maturation des cellules B du système immunitaire contrôlée par les substances produites par la bourse de Fabricius. D'autres fonctions endocriniennes régulatrices communes aux oiseaux et aux mammifères sont assurées par la glande pituitaire, la glande thyroïde, les glandes adrénales, les îlots de Langerhans et d'autres.

***Pourquoi un mammifère a-t-il besoin de deux hormones pour maintenir une glycémie à une valeur relativement constante (à l'intérieur d'une marge homéostatique donnée) ?***

# 25.8 Quelques hormones qui ne sont pas produites par des glandes endocrines

### Compétence à acquérir

1. Décrire quelques organes ou tissus autres que les glandes endocrines majeures qui produisent également des hormones.

Chez les mammifères, de nombreuses hormones sont sécrétées par des tissus et/ou des organes qui ne sont pas exclusivement des glandes endocrines. Par exemple, l'oreillette droite du cœur libère l'**hormone natriurétique atriale** (également connue sous le nom de

facteur natriurétique atrial ou peptide natriurétique atrial), qui agit sur les reins et stimule l'excrétion de sel et d'eau dans l'urine. Cette hormone a donc une action antagoniste de celle de l'aldostérone qui, rappelons-le, favorise la rétention du sel et de l'eau. Les reins sécrètent l'**érythropoïétine**, une hormone qui stimule la production de globules rouges par la moelle osseuse. D'autres tissus et/ou organes, comme le tissu adipeux, le foie, l'estomac, le placenta et le petit intestin sécrètent aussi des hormones. Ces structures et leurs productions hormonales sont résumées dans Tableau 25.1.

### Synthèse de la section 25.8

Les tissus et/ou organes endocrines, autres que les glandes endocrines majeures, comprennent, chez les mammifères, l'oreillette droite du cœur (hormone natriurétique atriale), les reins (érythropoïétine), le tissu adipeux (leptine), l'estomac (sécrétine) et le petit intestin (motiline).

***Quel effet l'hormone natriurétique atriale doit-elle avoir sur la pression sanguine chez un mammifère ?***

## 25.9 Évolution des systèmes endocrines

### Compétence à acquérir

1. Comparer la diversité structurale et fonctionnelle des systèmes endocrines des animaux à celle de leurs systèmes nerveux.

Comme précisé tout au long de ce livre, la communication intercellulaire joue un rôle important dans le maintien de l'homéostasie et la coordination de la reproduction, de la croissance et du développement chez pratiquement tous les animaux. Comme indiqué dans le Chapitre 24, de grandes similarités existent, aux niveaux structural et fonctionnel, entre les systèmes nerveux de tous les taxa. Comme le chapitre présent le montre, il n'en est pas de même des systèmes endocrines qui révèlent une grande diversité. Contrairement aux systèmes nerveux, qui apparaissent très tôt au cours de l'évolution, les systèmes endocrines n'ont pu émerger qu'après la mise en place des systèmes circulatoires capables de transporter les hormones d'un point du corps à un autre. Les systèmes circulatoires, nous le dévoilerons dans le prochain chapitre, ont émergé plusieurs fois chez les métazoaires ; on doit donc conclure qu'il en a été également ainsi des systèmes endocrines.

Au-delà de différences importantes, l'organisation des systèmes endocrines des animaux présente également de nombreux points communs. Ceux-ci s'expliquent par le fait que l'évolution des systèmes endocrines prend racine dans des mécanismes fondamentaux communs de transduction des signaux impliqués dans une communication paracrine des animaux ancestraux. Avec le temps, les mécanismes de communication intercellulaire ont divergé pour aboutir aux systèmes endocrines complexes des taxa actuels. La complexité croissante des systèmes endocrines a évolué parallèlement à celles des systèmes circulatoires indispensables au transfert des hormones au sein des organismes.

### Synthèse de la section 25.9

Il y a d'importantes similitudes dans la structure et la fonction des systèmes nerveux à travers les taxa. Les systèmes endocrines des animaux, au contraire, sont divers et n'ont pu évoluer qu'après l'émergence des systèmes circulatoires.

***Comment les zoologistes peuvent-ils conclure que les systèmes endocrines ont émergé plusieurs fois au cours de l'évolution animale ?***

## Résumé

**25.1 Messagers chimiques**

Des cellules spécialisées sécrètent des molécules de messagers chimiques.

Ces messagers appartiennent à différents types : messagers chimiques locaux (autocrines, paracrines), neurotransmetteurs (acétylcholine), neuropeptides, hormones et phéromones (attractants sexuels par exemple).

Une hormone est un messager chimique spécialisé synthétisé et sécrété par une glande ou un tissu endocrine. Les hormones sont des stéroïdes, des amines, des protéines ou des dérivés d'acides gras. Des systèmes de feedback négatif régulent souvent la sécrétion des hormones.

**25.2 Hormones et leurs systèmes de feedback**

Pour que l'activité métabolique se déroule régulièrement chez un animal, l'environnement chimique de chaque cellule doit être maintenu à l'intérieur de limites étroites (homéostasie). Cela est assuré par des systèmes de feedback négatif qui implique des molécules d'intégration, de communication et de coordination appelées messagers.

**25.3 Mécanismes de l'action hormonale**

Les hormones modifient l'activité biochimique de cellule ou tissu cible (ainsi appelé, car exprimant les récepteurs auxquels se lient les molécules hormonales). Selon la nature chimique de l'hormone, le mécanisme de l'action hormonale est de type récepteur fixé à la membrane (hormones hydrosolubles) ou récepteur mobile (hormones stéroïdes liposolubles).

**25.4 Quelques hormones d'invertébrés**

La plupart des hormones d'invertébrés sont des neurosécrétions appelées neuropeptides. Seuls quelques invertébrés supérieurs (mollusques, arthropodes et échinodermes) ont des hormones qui ne sont pas des neurosécrétions.

**25.5 Une vue d'ensemble du système endocrine des vertébrés**

Chez tous les vertébrés, un centre de contrôle neuroendocrinien coordonne la communication et les activités intégratives de tout le corps. Ce centre comprend l'hypothalamus et la glande pituitaire.

Le système endocrine des vertébrés regroupe plusieurs glandes majeures : l'hypothalamus, la glande pituitaire, la glande pinéale, la glande thyroïde, les glandes parathyroïdes, les glandes adrénales, le pancréas, les gonades et le thymus.

En plus de ces glandes principales, d'autres glandes ou organes, incluant le placenta, le tractus digestif, le cœur et les reins ont une activité hormonale.

**25.6 Systèmes endocrines des vertébrés autres que les oiseaux et les mammifères**

Les vertébrés autres que les oiseaux et les mammifères ont des systèmes endocrines d'organisation comparable, mais quelques différences existent.

**25.7 Systèmes endocrines des oiseaux et des mammifères**

Les oiseaux et les mammifères ont un ensemble comparable de glandes endocrines. Le Tableau 25.1 résume les hormones principales que produisent les mammifères.

**25.8 Quelques hormones ne sont pas produites par des glandes endocrines**

Chez les mammifères, des hormones variées sont sécrétées par des tissus et/organes qui ne sont pas exclusivement des glandes endocrines. De telles structures et leurs hormones sont présentées dans le Tableau 25.1.

**25.9 Évolution des systèmes endocrines**

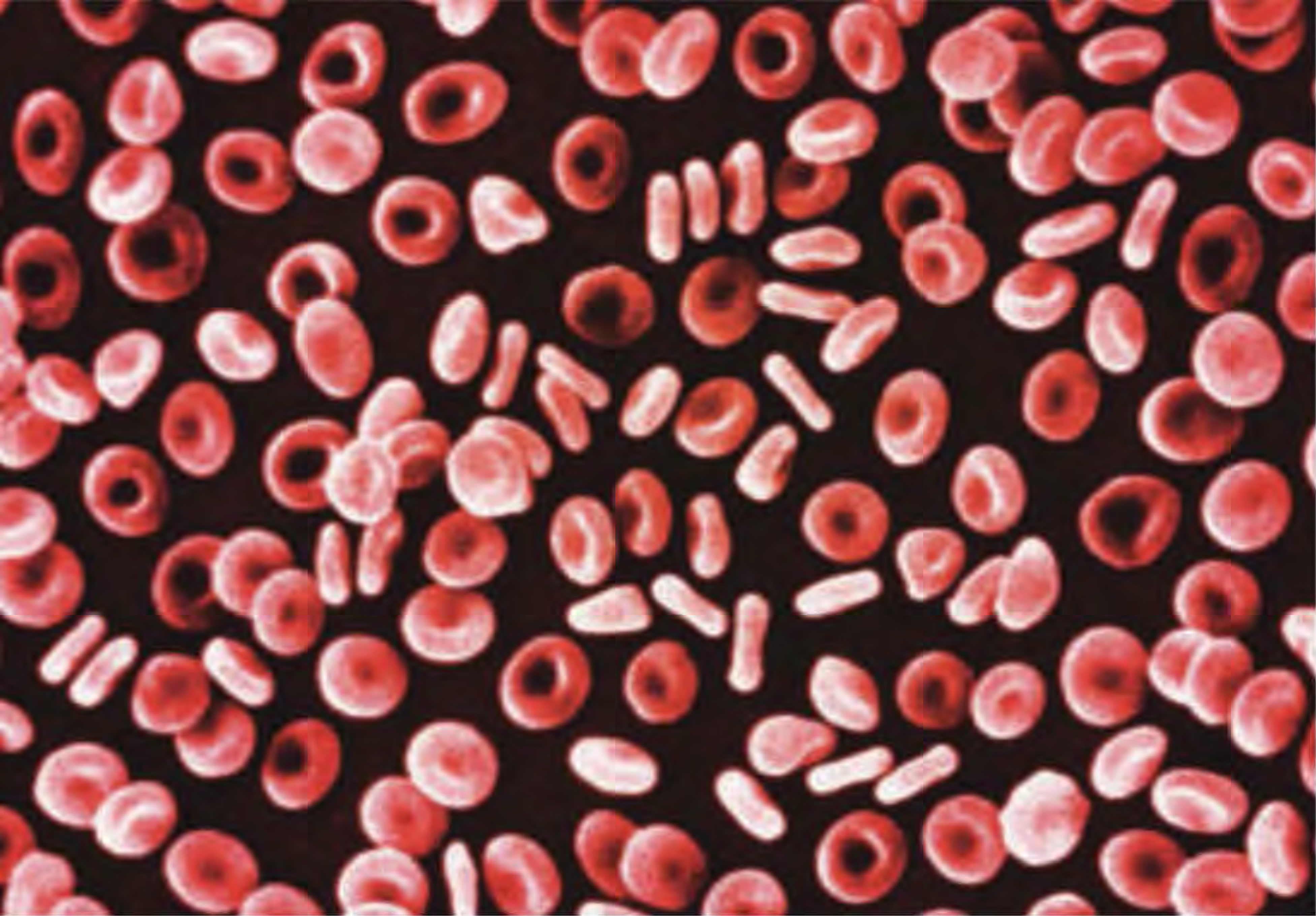
L'évolution des systèmes endocrines n'a pu que suivre celle des systèmes circulatoires, car la plupart des hormones requiert la présence d'un liquide circulant pour être distribuées dans tout l'organisme.

## Questions de révision sur les concepts

1. Les messagers locaux qui agissent sur une courte distance et sur des cellules adjacentes sont des
   a. neurotransmetteurs.
   b. neuropeptides.
   c. hormones.
   d. phéromones.
   e. agents paracrines.
2. Dans la liste suivante laquelle N'EST PAS une catégorie biochimique d'hormones ?
   a. Protéines
   b. Amines
   c. Stéroïdes
   d. Prostaglandines
   e. Acides nucléiques
3. Les hormones hydrosolubles sont associées au
   a. mécanisme d'action du récepteur mobile.
   b. mécanisme d'action du récepteur fixé à la membrane.
4. Parmi les invertébrés, la production d'hormones apparaît pour la première fois chez les
   a. porifères.
   b. cnidaires.
   c. plathelminthes.
   d. némertiens.
   e. nématodes.
5. Chez les crustacés, l'organe-Y produit l'hormone ____________ __________ qui initie la mue
   a. hormone inhibitrice de la mue
   b. ecdysone
   c. hormone thoracotrope
   d. testostérone
   e. thyroxine

## Questions d'analyse et d'application

1. Comment les hormones encodent-elles l'information ? Comment les cellules « savent-elles quoi faire » en réponse à l'information hormonale ?
2. Résumez votre connaissance sur la façon dont les systèmes endocrines fonctionnent en décrivant la « vie » d'une molécule d'hormone à partir du moment où elle est sécrétée jusqu'à celui où elle est dégradée ou utilisée.
3. Toutes les cellules sécrètent ou excrètent des molécules et toutes répondent à certains facteurs biochimiques de l'environnement externe. L'origine des systèmes de contrôle endocrinien pourrait-il s'inscrire dans de tels évènements cellulaires ordinaires ? Comment les premiers organismes multicellulaires auraient-ils pu mettre en place une sorte de coordination du système endocrinien ?
4. Les états mentaux affectent fortement la fonction de beaucoup de glandes endocrines. Ce lien esprit-corps s'établit par le biais de l'hypothalamus. Pouvez-vous décrire comment les pensées sont transformées en réponses physiologiques au niveau de l'hypothalamus ?
5. Comparées aux enzymes et aux gènes, les hormones sont vraiment de petites molécules. Des molécules de plus grande taille seraient-elles capables de transporter plus d'information ?
6. Expliquez.



# 26

# Circulation et échange des gaz

## Plan du chapitre



## 26.1 Transport interne et systèmes circulatoires

### Compétence à acquérir

1. Décrire un avantage de la présence d'un appareil circulatoire.

Tous les animaux doivent maintenir un équilibre homéostatique à l'intérieur de leur corps. Cela implique que les nutriments, les déchets du métabolisme et les gaz respiratoires puissent circuler à travers le corps. Tout système de mouvement de fluides qui réduit la distance fonctionnelle de diffusion que les substances précitées doivent traverser est un transport interne ou système circulatoire. La nature du système est en relation directe avec la taille, la complexité et le mode de vie de l'animal en question. La première partie de ce chapitre traite quelques systèmes de transport et de circulation.

### Synthèse de la section 26.1

Un des avantages de la présence d'un système circulatoire est de réduire la distance fonctionnelle de diffusion que les nutriments, les gaz et les déchets doivent parcourir pour atteindre le plus de cellules possible.

***Quels facteurs déterminent le degré de complexité du système circulatoire d'un animal ?***

## 26.2 Systèmes de transport des invertébrés

### Compétences à acquérir

1. Comparer et faire apparaître les différences entre les processus de transport des invertébrés.
2. Décrire l'hémolymphe et énoncer plusieurs de ces fonctions.

Les protozoaires, de petite taille, ont des ratios surface/volume élevés (*voir Figure 2.3*) et la diffusion simple est suffisante pour les échanges de gaz, de nutriments et de déchets. Chez les protozoaires, la membrane plasmique et le cytoplasme sont les milieux à partir desquels le matériel diffuse vers les différentes régions de l'organisme ou entre l'organisme et l'environnement (*voir Figure 26.11a*).

Certains invertébrés ont, au cours de leur évolution, mis en place des systèmes spécifiques de transport. Par exemple, chez les spongiaires, c'est l'eau de mer environnante qui circule à l'intérieur du corps et représente donc le fluide interne circulant (Figure 26.1*a*, *voir aussi Figure 9.8*). Les cnidaires, *Hydra* par exemple, a une **cavité gastrovasculaire** interne (Figure 26.1*b* ; *voir aussi Figure 9.8*). Cette cavité apporte les nutriments à toutes les cellules qui la bordent, est une provision d'oxygène et un réservoir de dioxyde de carbone et d'autres déchets du métabolisme. Le simple mouvement du corps brasse le fluide.

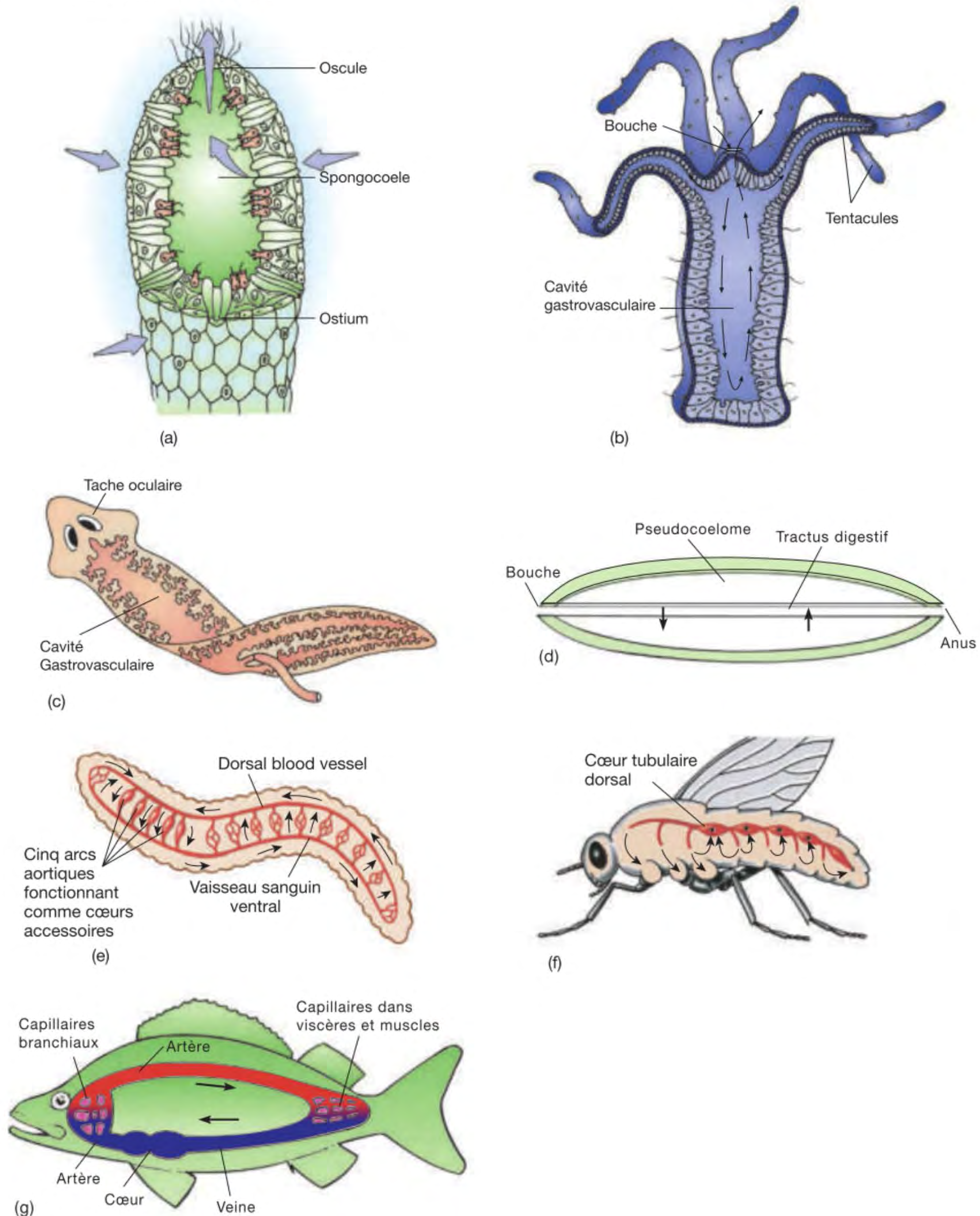



**FIGURE 26.1**

**Quelques systèmes de transport circulatoires.** (*a*) Les éponges utilisent l'eau du milieu environnant comme fluide circulatoire passant à travers leur corps (flèches bleues) par le jeu de pores inhalants et d'un pore exhalant (oscule). (*b*) Les cnidaires, comme cette hydre (*Hydra*), utilisent également l'eau environnante dont elles assurent, par contraction musculaire, la circulation (flèches noires) dans la cavité gastrovasculaire. Les cellules qui bordent la cavité échangent les gaz et les nutriments de l'eau et y rejettent les déchets. (*c*) La cavité gastrovasculaire de la planaire est ramifiée, ce qui permet une distribution plus efficace des matériaux. (*d*) Les pseudocoelomates mettent à profit le fluide de leur cavité pour le transport interne à partir et vers le tractus digestif comme l'indiquent les flèches noires. (*e*) Le système circulatoire d'un ver de terre contient du sang qui est maintenu séparé du liquide coelomique. C'est un exemple de système circulatoire clos. (*f*) Le cœur tubulaire dorsal d'un insecte pompe l'hémolymphe dans un système circulatoire ouvert. Dans cet exemple, hémolymphe et fluide de la cavité générale (hémocoele) sont confondus et ne font qu'un. (*g*) Les pieuvres et autres mollusques céphalopodes, annélides et vertébrés, comme ce poisson, ont des systèmes circulatoires clos. Dans un système clos, les parois du coeur et des vaisseaux sanguins sont connectées de façon continue de telle sorte que le sang ne quitte jamais les vaisseaux. Les flèches noires indiquent la direction du flux sanguin.

La cavité gastrovasculaire des vers plats, comme la planaire *Dugesia*, est plus complexe que celle de l'hydre. Cette cavité (qui correspond en fait au tube digestif de l'animal N. d. T.) est très ramifiée et les branches se distribuent dans toutes les régions du corps (Figure 26.1*c* ; *voir aussi Figure 10.4*). Parce qu'elles atteignent ainsi toutes les cellules, les distances de diffusion pour les substances sont courtes. Le mouvement du corps participe au brassage et à la circulation. Le désavantage d'un tel système est qu'il limite la taille des animaux et impose une forme qui soit compatible avec le maintien de courtes distances de diffusion.

Les invertébrés pseudocoelomates, comme les rotifères, les gastrotriches, et les nématodes, utilisent le fluide de leur cavité corporelle (pseudocoelome) pour le transport (Figure 26.1*d* ; *voir aussi Figure 13.4*). La plupart de ces animaux sont petits. Les mouvements de leur corps assurent efficacement le transport en déplaçant le fluide interne, qui est en contact avec les tissus et organes internes. Un petit nombre d'autres invertébrés (ectoproctes, sipunculiens et échinodermes par exemple) dépendent largement des mouvements du liquide interne, cœlomique ou non, présent dans leur cavité corporelle et qui joue le rôle de chambre de transport.

Avec les mollusques, la fonction de transport est assurée par un système circulatoire séparé (*voir Figure 11.12*). Un **système circulatoire ou cardiovasculaire** (Gr. *kardia*, cœur + L. *vascular*, vaisseau), est un système spécialisé dans lequel une pompe cardiaque et musculeuse, déplace le milieu liquide, hémolymphe ou sang, unidirectionnellement, dans un sens déterminé par la disposition des vaisseaux.

Deux types fondamentaux de systèmes circulatoires sont présents chez les métazoaires, système ouvert et système clos. Dans un **système circulatoire ouvert**, le cœur pompe l'hémolymphe dans une cavité du corps ou au moins dans des parties de cette cavité où elle baigne directement les cellules, les tissus et les organes. Dans un **système circulatoire clos**, le sang est canalisé et circule dans des vaisseaux tubulaires. Le liquide cœlomique de certains invertébrés a également un rôle circulatoire soit en intervenant de concert avec l'hémolymphe ou le sang soit en se substituant à l'une ou à l'autre.

Les annélides, comme les vers de terre, ont un système circulatoire clos dans lequel le sang circule dans les vaisseaux et délivre les nutriments aux cellules en même temps qu'il évacue les déchets (Figure 26.1*e* ; *voir également Figure 12.6*).

La plupart des mollusques (à l'exception des céphalopodes N. d. T.) et des arthropodes ont des systèmes circulatoires ouverts dans lesquels l'hémolymphe baigne directement les cellules et les tissus, plutôt que d'être canalisée sur tout son parcours (Figure 26.1*f* ; *voir également Figure 15.8*). Chez l'insecte, par exemple, le cœur propulse l'hémolymphe dans des vaisseaux qui s'ouvrent dans la cavité du corps (hémocoele).

## Caractéristiques du fluide coelomique, de l'hémolymphe et des cellules sanguines des invertébrés

Comme nous l'avons indiqué précédemment, certains animaux (échinodermes, annélides, sipunculiens par exemple) utilisent le liquide cœlomique comme système circulatoire accessoire ou prépondérant. Le liquide cœlomique peut avoir la même composition que les liquides interstitiels ou avoir une composition différente quant aux protéines spécifiques et aux cellules. Le fluide cœlomique transporte les gaz, les nutriments et les produits de déchet. Il peut également fonctionner, chez les annélides par exemple, comme squelette hydrostatique (*voir Figure 23.10*).

L'**hémolymphe** (Gr. *haima*, sang + *lympha*, eau) est le liquide circulant des animaux qui ont un système circulatoire ouvert. La plupart des arthropodes, les ascidies et beaucoup de mollusques ont de l'hémolymphe. Chez ces animaux, le cœur pompe l'hémolymphe à basses pressions à travers les vaisseaux vers les espaces tissulaires (hémocoele) et les sinus. Généralement, le volume de l'hémolymphe est élevé et la circulation est lente. Dans le processus de mouvement, les gaz essentiels, les nutriments et les déchets sont transportés.

Dans plusieurs cas, l'hémolymphe a des fonctions non circulatoires. Par exemple, chez les insectes, la pression de l'hémolymphe intervient dans l'élimination de la vieille cuticule et le déploiement des ailes. Chez les araignées sauteuses, la pression hydrostatique de l'hémolymphe permet l'extension de la patte.

Le liquide cœlomique, l'hémolymphe ou le sang de la plupart des animaux renferme des cellules circulantes appelées cellules sanguines ou **hémocytes**. Certaines cellules contiennent un pigment respiratoire, comme l'hémoglobine, et portent plus précisément le nom d'érythrocytes ou globules rouges. Ces cellules sont généralement en grand nombre de manière à faciliter le transport de l'oxygène. Les cellules dépourvues de pigment exercent d'autres fonctions, comme la coagulation du sang et l'hémostase.

Le nombre et les types de cellules sanguines varient considérablement parmi les invertébrés. Par exemple, le sang des annélides renferme des hémocytes qui ont une activité phagocytaire. Le liquide cœlomique renferme une grande variété de coelomocytes (amoebocytes, éléocytes, lampocytes, linocytes) qui interviennent dans la phagocytose, le stockage du glycogène, l'encapsulation, les réactions de défense et l'excrétion. L'hémolymphe des mollusques a deux types généraux d'hémocytes (amoebocytes et granulocytes) qui assurent la plupart des fonctions précédemment citées, mais également, chez certains bivalves, la nacrésation (formation des perles). L'hémolymphe des insectes contient également en grand nombre des types variés d'hémocytes impliqués dans la phagocytose, l'encapsulation et la coagulation.

### Synthèse de la section 26.2

En raison de leur petitesse, les protozoaires utilisent la simple diffusion des gaz à travers la membrane plasmique. Les éponges font circuler dans leur corps l'eau du milieu environnant. Les cnidaires ont une cavité gastrovasculaire remplie de liquide. Les vers plats ont une cavité gastrovasculaire ramifiée. Les invertébrés pseudocoelomates mettent en jeu le liquide de leur cavité interne pour assurer le transport. Les mollusques ont un système circulatoire distinct avec un cœur. Les annélides ont un système circulatoire clos de vaisseaux. Les arthropodes ont un système circulatoire ouvert dans lequel l'hémolymphe baigne directement les cellules. L'hémolymphe est le liquide de l'hémocoele de certains invertébrés qui assure simultanément les fonctions du sang et de la lymphe des vertébrés.

***Quels sont les deux types de systèmes circulatoires trouvés dans le règne animal ? Décrivez chacun d'eux brièvement.***

# 26.3 Systèmes de transport des vertébrés

### Compétences à acquérir

1. Comparer les fonctions du plasma avec la fonction du sérum.
2. Faire la relation entre la structure des éléments matures formés (figurés) et leurs fonctions.

Tous les vertébrés ont un système circulatoire clos dans lequel les parois du cœur et des vaisseaux sont continuellement contractées et le sang ne quitte jamais les vaisseaux (Figure 26.1g). Le sang circule du cœur dans les artères, artérioles, capillaires, veinules, veines et retour au cœur. Les échanges entre le sang et le liquide interstitiel extracellulaire s'effectuent uniquement au niveau des capillaires.

## Caractéristiques du sang et des cellules sanguines des vertébrés

Dans l'ensemble, le sang des vertébrés transporte l'oxygène, le dioxyde de carbone et les nutriments ; assure la défense contre les microorganismes nuisibles, les cellules et les virus ; il prévient la perte de sang par la coagulation et participe à la régulation de la température du corps et du pH. Parce que c'est un liquide, il est histologiquement considéré comme un type particulier de tissu conjonctif. Le sang comprend une matrice fluide appelée plasma et des éléments cellulaires appelés éléments formés ou éléments figurés.

### *Plasma*

Le **plasma** (Gr. n'importe quoi de formé ou façonné) est la partie liquide, jaune paille, du sang. Chez les mammifères, il contient environ 90 % d'eau et constitue le solvant des nutriments à transporter. Un groupe de protéines (albumine, fibrinogène et globulines) représente 7 % du contenu plasmatique. La concentration de ces protéines influence la répartition de l'eau entre le sang et le fluide extracellulaire. L'albumine, qui représente environ 60 % des protéines du plasma, joue un rôle important dans le mouvement de l'eau. Le fibrinogène est nécessaire pour la coagulation du sang et les globulines incluent les immunoglobulines et diverses métalloprotéines. Le **sérum** est le plasma dépourvu de fibrinogène. Les gammaglobulines interviennent dans la réponse immunitaire et regroupent la majeure partie des anticorps. Les 3 % restants du plasma sont composés d'électrolytes, d'acides aminés, de glucose et d'autres nutriments, d'enzymes variées, d'hormones, de déchets du métabolisme et de traces de plusieurs molécules inorganiques et organiques.

### *Éléments figurés*

La **fraction éléments-figurés** (composante cellulaire) du sang de vertébrés comprend les érythrocytes (cellules ou globules rouges du sang ; RBCs), les leucocytes (cellules blanches ou globules blancs du sang ; WBCs) et les plaquettes sanguines (thrombocytes) (Figure 26.2). Les leucocytes sont beaucoup moins nombreux que les globules rouges, de 1 à 2 % par volume de sang. Ils se répartissent en agranulocytes (sans granules dans le cytoplasme) et granulocytes (cytoplasme pourvu de granules). Les deux types d'agranulocytes sont les lymphocytes et les monocytes. Les granulocytes appartiennent à trois types : éosinophiles, basophiles et neutrophiles. Les plaquettes sanguines (thrombocytes) sont des fragments cytoplasmiques de cellules. Chacun de ces types cellulaires est traité maintenant de façon plus détaillée.

***Cellules (ou globules) rouges du sang*** Les **cellules ou globules rouges du sang** (érythrocytes ; Gr. *erythros*, rouge + cellules) sont très variables quant à leur taille, leur forme et leur nombre parmi les vertébrés (Figures 26.3 et 26.4*a*). Par exemple, les RBCs de la plupart des vertébrés sont nucléées, mais les RBCs de la quasi-totalité des mammifères ne le sont pas. Certains poissons et amphibiens ont des cellules rouges énucléées. De tous les vertébrés, la salamandre *Amphiuma* possède les globules rouges les plus volumineux

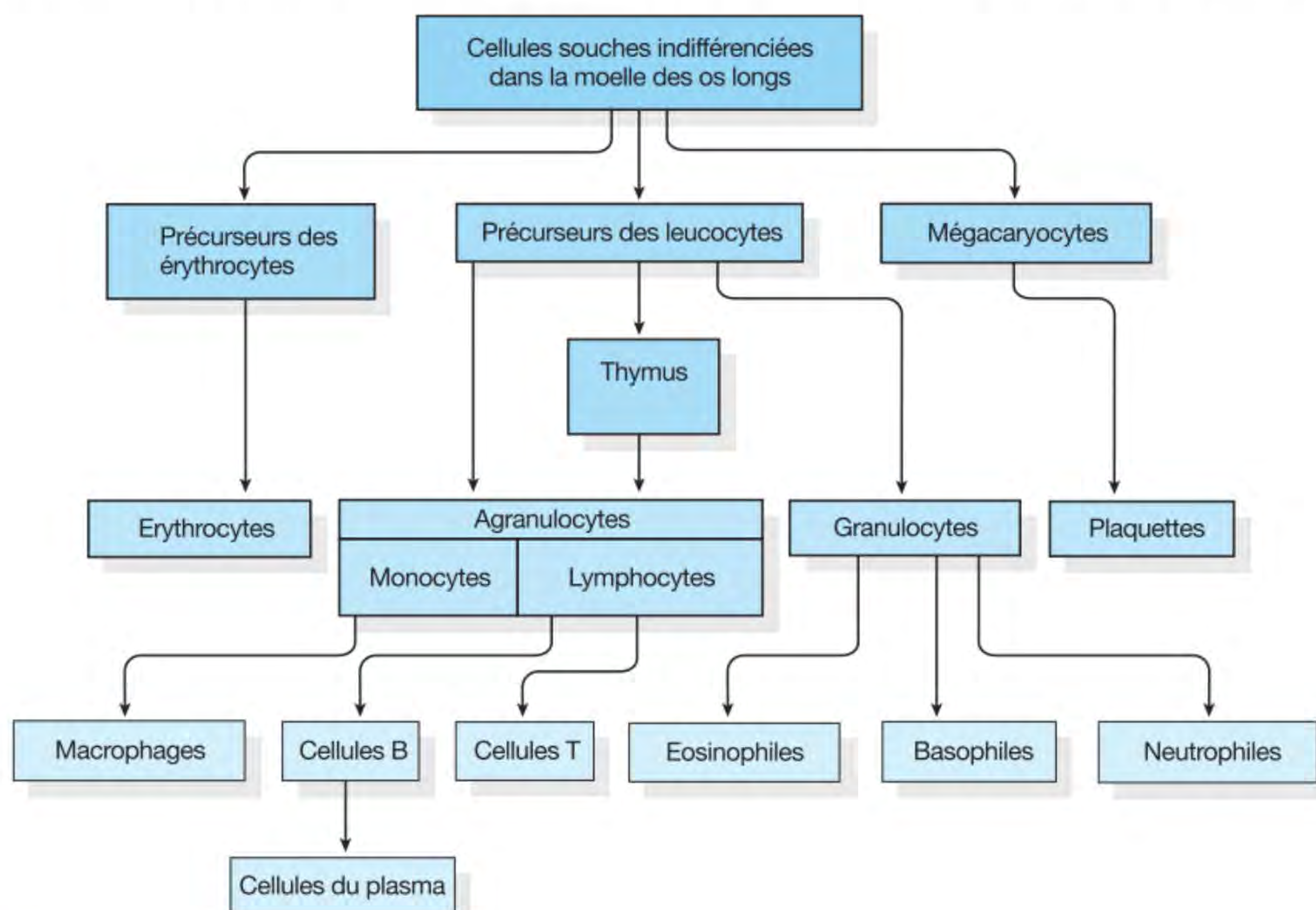



**FIGURE 26.2**

**Composants cellulaires du sang de vertébré.** L'hématopoïèse est le processus de production des cellules sanguines. Noter que toutes les cellules du sang naissent dans la moelle des os longs du corps.

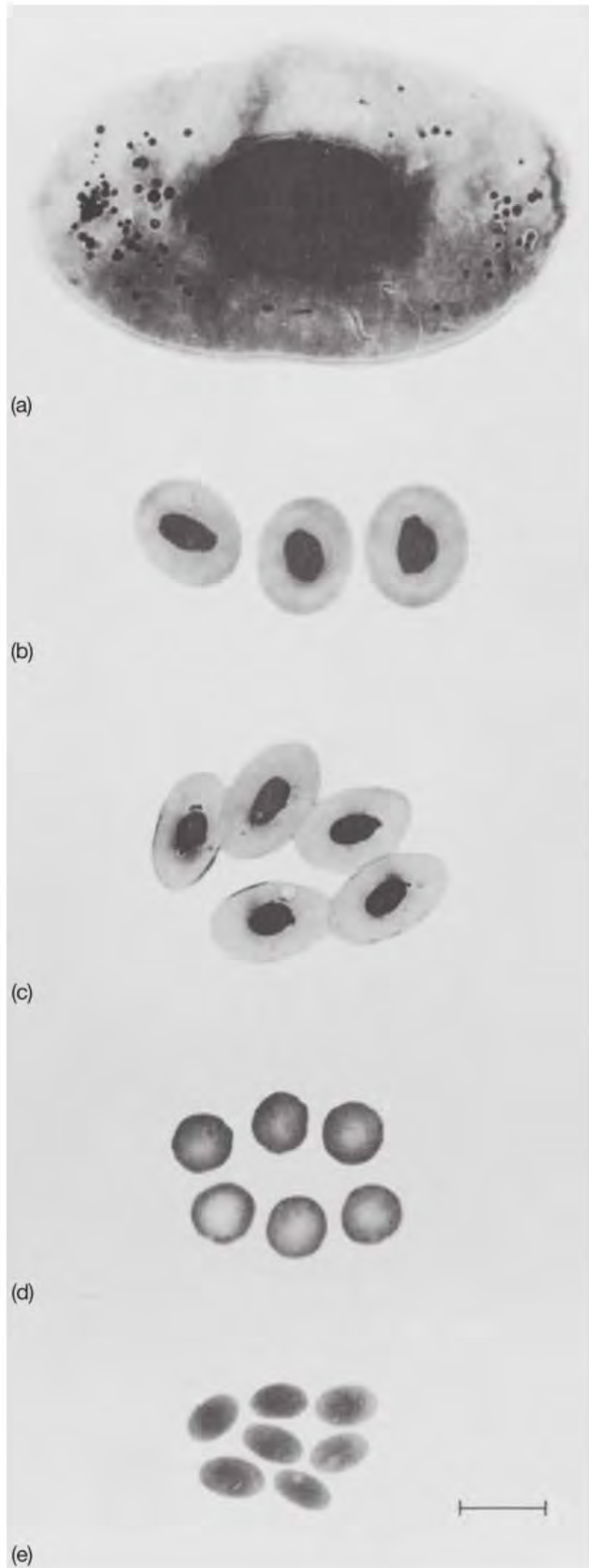



**FIGURE 26.3**

**Comparaison des cellules rouges du sang de certains vertébrés.** Microphotographies prises au microscope photonique de (*a*) cellule nucléée de salamandre ; (*b*) cellules nucléées d'un serpent ; (*c*) cellules nucléées d'une autruche ; (*d*) cellules énucléées (disques biconcaves) de kangourou roux ; et (*e*) cellules énucléées (ellipsoïdes) de chameau (barre = 10 µm).

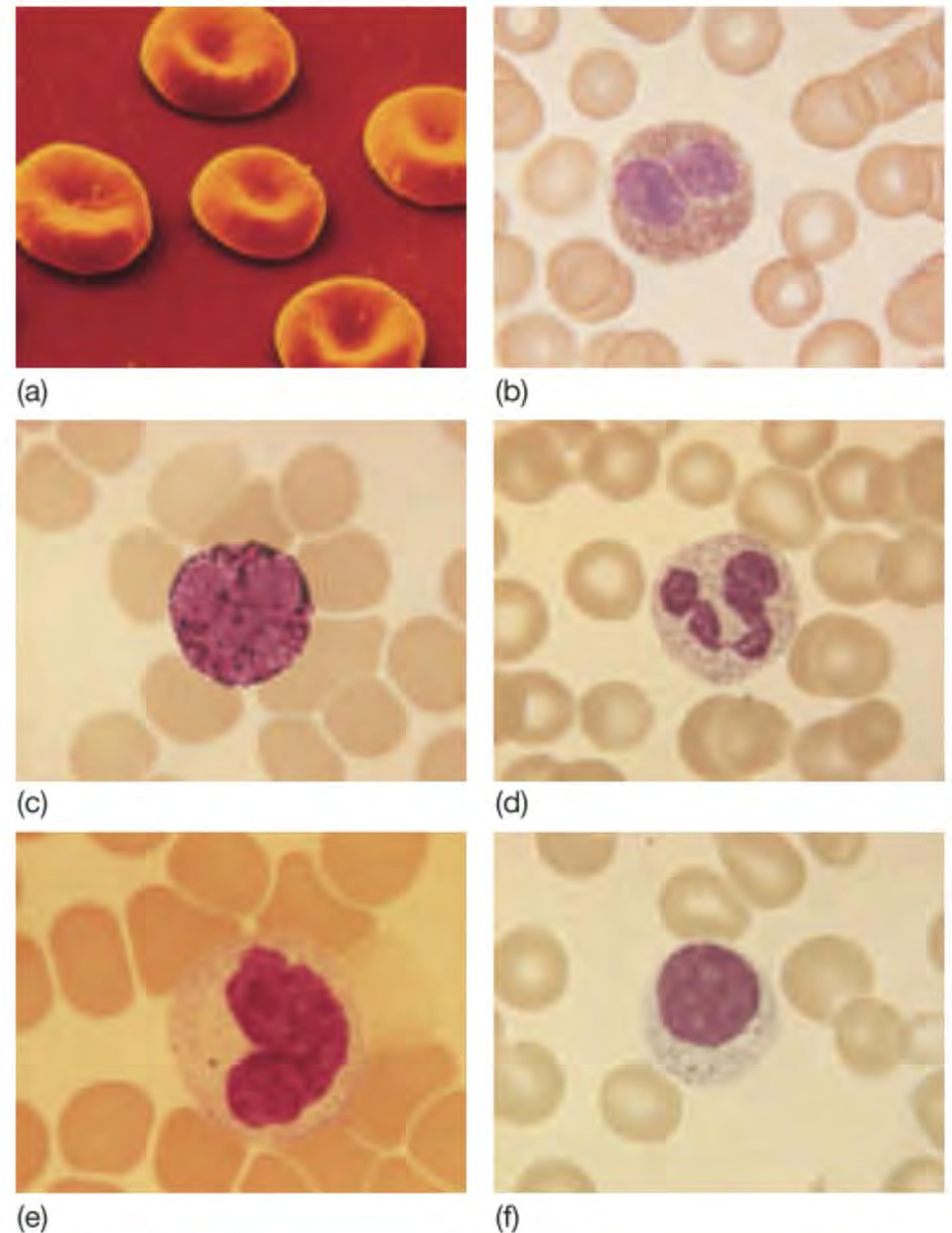



**FIGURE 26.4**

**Cellules du sang.** (*a*) La forme biconcave des érythrocytes humains (MEB × 1 500). (*b*) Granules colorés en rouge caractéristiques d'un éosinophile. (*c*) Granules colorés en bleu caractéristiques d'un basophile. (*d*) Des granules rose clair et un noyau multilobé caractérisent un neutrophile. Les cellules b-d sont des granulocytes. Les agranulocytes sont représentés par de grands monocytes (*e*) et des lymphocytes (*f*). (*b-f* observés au microscope photonique × 710).

(Figure 26.3*a*). Les RBCs des oiseaux sont de forme ovale, nucléées et plus grandes que les cellules de mammifères. Parmi les oiseaux, les autruches détiennent les cellules rouges de plus grande taille. Les érythrocytes de la plupart des mammifères sont des disques biconcaves (Figure 26.3*d*) ; chez le chameau (Figure 26.3*e*) et llama ils sont elliptiques. La forme en disque biconcave offre une plus grande surface de diffusion qu'un disque plat ou une sphère. Assez généralement, les vertébrés inférieurs ont tendance à avoir un nombre moins important de globules rouges, mais de plus grande taille que les vertébrés supérieurs.

Pratiquement toute la masse cytoplasmique des RBCs est remplie d'**hémoglobine** (Gr. *haima*, sang + L. *globulus*, petit globe), une protéine contenant du fer. La fonction principale d'un érythrocyte est de capturer l'oxygène de l'environnement, de le fixer à l'hémoglobine sous la forme d'**oxyhémoglobine** et de le transporter aux tissus. Le sang riche en oxyhémoglobine est rouge. À mesure que l'oxygène diffuse dans les tissus, le sang s'assombrit et apparaît bleu à travers la paroi des capillaires. Toutefois quand le sang moins oxygéné est exposé à l'oxygène (dans le cas où une veine est coupée et que le mammifère saigne) il redevient instantanément rouge. L'hémoglobine transporte également le dioxyde de carbone (sous la forme de carbaminohémoglobine), déchet du métabolisme, des tissus aux poumons ou aux branchies où il est éliminé.

***Les cellules blanches du sang*** Les **cellules blanches du sang (leucocytes)** (Gr. *leukos*, blanc + cellules) sont des nécrophages qui détruisent les microorganismes dans les sites d'infection, éliminent les composés chimiques étrangers, et éliminent les débris qui résultent des cellules mortes ou détériorées. Toutes les WBCs dérivent de cellules immatures (appelées cellules souches) localisées dans la moelle osseuse par un processus connu sous le nom d'**hématopoïèse** (Gr. *hemato*, sang + *poiein*, fabriquer ; *voir Figure 26.2*). (La cellule souche hématopoïétique, qualifiée de cellule souche multipotente, est également à l'origine des globules rouges N. d. T.).

Parmi les granulocytes, les **éosinophiles** ont une activité phagocytaire qu'ils exercent à l'encontre des protéines étrangères et des complexes immuns, mais pas des bactéries (Figure 26.4*b*). Chez les mammifères, ces cellules libèrent aussi des composés chimiques qui contrarient les effets de certaines substances inflammatoires libérées dans le cas de réactions allergiques. Les **basophiles** sont les moins nombreux des leucocytes (Figure 26.4*c*). Quand ils réagissent à une substance étrangère, leurs granules libèrent par exocytose, de l'histamine et de l'héparine. L'histamine entraîne la dilatation des vaisseaux sanguins et l'écoulement du fluide à un site d'inflammation et l'héparine empêche la coagulation du sang. Les **neutrophiles** sont les cellules blanches les plus nombreuses (Figure 26.4*d*).

Les deux types d'agranulocytes sont les **monocytes** et les **lymphocytes** (Figures 26.4*e*, *f*). Les lymphocytes appartiennent à deux catégories, cellules B et cellules T, qui jouent un rôle central dans la réponse immunitaire. Les **cellules B** proviennent de la moelle osseuse puis colonisent le tissu lymphoïde où elles maturent. Les **cellules T**, au contraire, sont associées au thymus avant de coloniser le tissu lymphoïde et de jouer leur rôle dans la réponse immunitaire. Quand les cellules B sont activées, elles se divisent et se différencient en **plasmocytes**. (N. d. T. Le traducteur, qui est resté fidèle au texte proposé, tient à faire remarquer que les informations ne résument pas de façon exacte les évènements qui jalonnent l'évolution de ces deux lignées. Sans entrer dans le détail, les cellules progénitrices B et T se forment dans la moelle osseuse, les cellules B progressent sur place alors que les T migrent dans le thymus pour poursuivre leur différenciation. Les cellules B et T matures ou immunocompétentes migrent ensuite dans les organes lymphoïdes dits secondaires où la reconnaissance de l'antigène entraîne leur différenciation terminale en cellules effectrices, plasmocytes pour les cellules B, qui engagent les réponses).

***Plaquettes sanguines (thrombocytes)*** Les plaquettes (ainsi appelées en raison de leur forme aplatie) ou **thrombocytes** (Gr. *thrombus*, caillot + cellules) sont des fragments cellulaires en forme de disques qui initient la coagulation du sang. Quand une brèche apparaît au niveau d'un vaisseau les plaquettes s'accumulent, colmatent la brèche et permettent le démarrage de la coagulation du sang.

### Vaisseaux sanguins des vertébrés

Les **artères** sont des vaisseaux élastiques qui transportent le sang du cœur vers les organes et tissus du corps (conduction centrifuge N. d. T.). Le canal central de l'artère (et de tous les vaisseaux sanguins) est une lumière. La paroi qui l'entoure est épaisse, constituée de trois couches ou tuniques (L. *tunica*, couverture) (Figures 26.5*a*).

La plupart des **veines** sont des vaisseaux non élastiques, de grand diamètre, qui ramènent le sang des tissus au cœur (conduction centripète N. d. T.). La paroi des veines est formée des mêmes couches que les artères, mais celle du milieu est plus fine et les valves sont plus nombreuses (Figure 26.5*b*). Les valves permettent au sang de s'écouler dans une seule direction, de ne pas revenir en arrière, ce qui est important pour retourner au cœur.

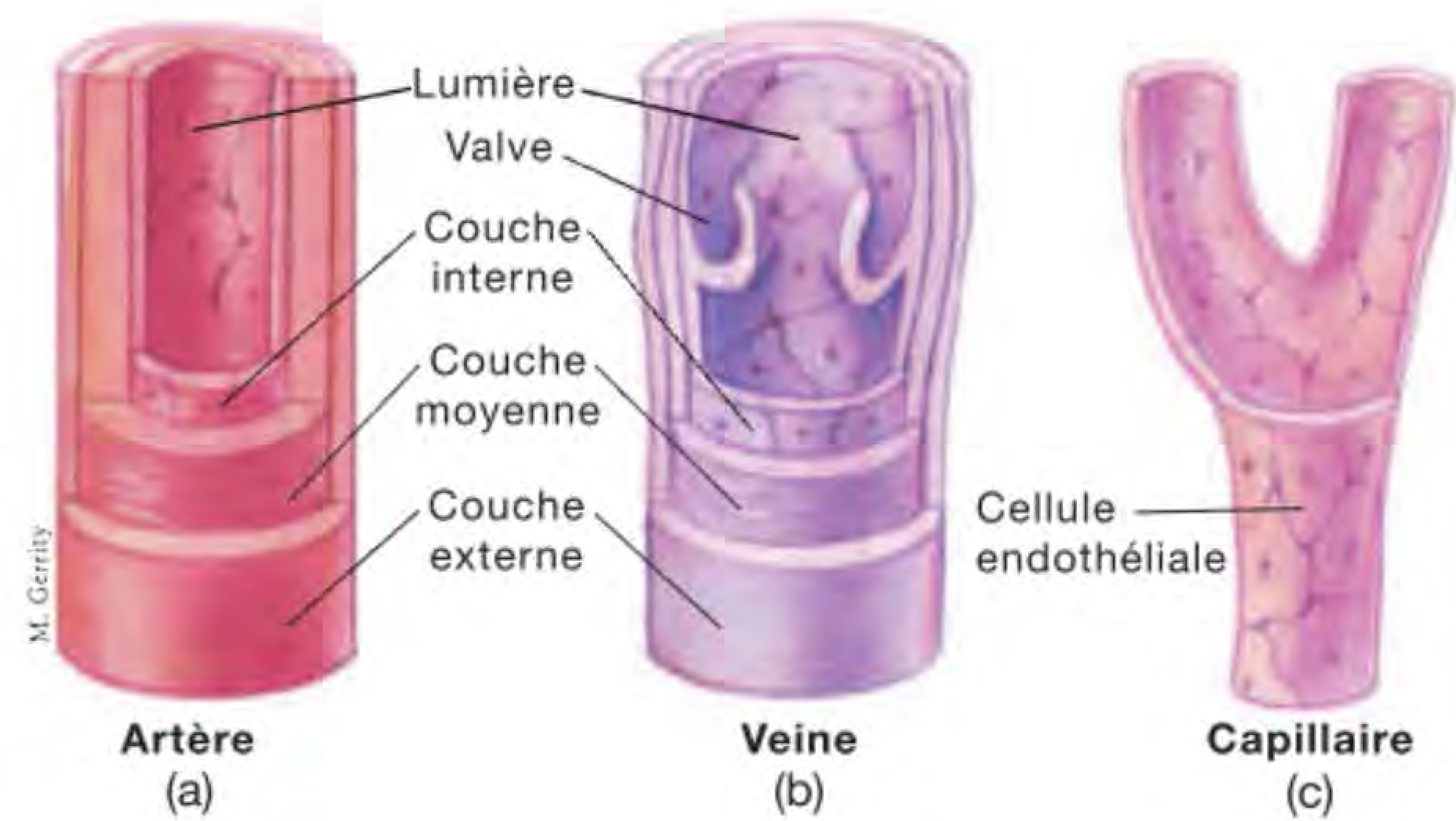



**FIGURE 26.5**

**Structure des vaisseaux sanguins.** (*a*, *b*) Les parois des artères et des veines sont structurées en trois couches (tuniques). La couche la plus externe est faite de tissu conjonctif, la couche moyenne comprend du tissu conjonctif élastique et des cellules musculaires lisses, la couche interne est une simple assise de cellules endothéliales (endothélium). Noter que la paroi d'une artère est plus épaisse que celle d'une veine. C'est la couche moyenne qui est la plus réduite. (*c*) Un capillaire est limité par le seul endothélium.

Les artères aboutissent aux **artérioles** terminales (juste avant les capillaires). Les artérioles se ramifient pour former les **capillaires** (L. *capillus*, cheveu), qui se connectent aux **veinules**, puis aux veines. Les capillaires ont une paroi mince formée d'une seule couche de cellules endothéliales et sont les vaisseaux sanguins les plus nombreux dans le corps d'un animal (Figure 26.5*c*). Cela crée une surface impressionnante accessible aux échanges de gaz, fluides, nutriments et déchets entre le sang et les cellules voisines.

### Synthse de la section 26.3

Parmi les fonctions assurées par le sang des vertébrés on peut citer : le transport des gaz, celui des nutriments, la défense contre les microorganismes, la prévention d'une hémorragie par la coagulation, mais aussi la régulation de la température du corps et du pH. Le plasma est le liquide jaune paille du sang alors que le sérum est du plasma dépourvu des protéines impliquées dans la coagulation. Les différents éléments figurés du sang sont : les érythrocytes, les lymphocytes, les monocytes les éosinophiles, les basophiles, les plaquettes et les neutrophiles. Les différents vaisseaux sanguins du système circulatoire sont les artères, artérioles, capillaires, veinules et veines.

***Bien que les cellules blanches du sang aient de nombreuses fonctions différentes et spécifiques, elles partagent toutes une fonction commune. Laquelle ?***

## 26.4 Les cœurs et systèmes circulatoires des poissons osseux, des amphibiens et des reptiles

### Compétences à acquérir

1. Tracer l'évolution du cœur chambré (compartimenté) des tuniciers aux oiseaux et mammifères.
2. Décrire la pompe cardiaque à deux chambres d'un poisson.

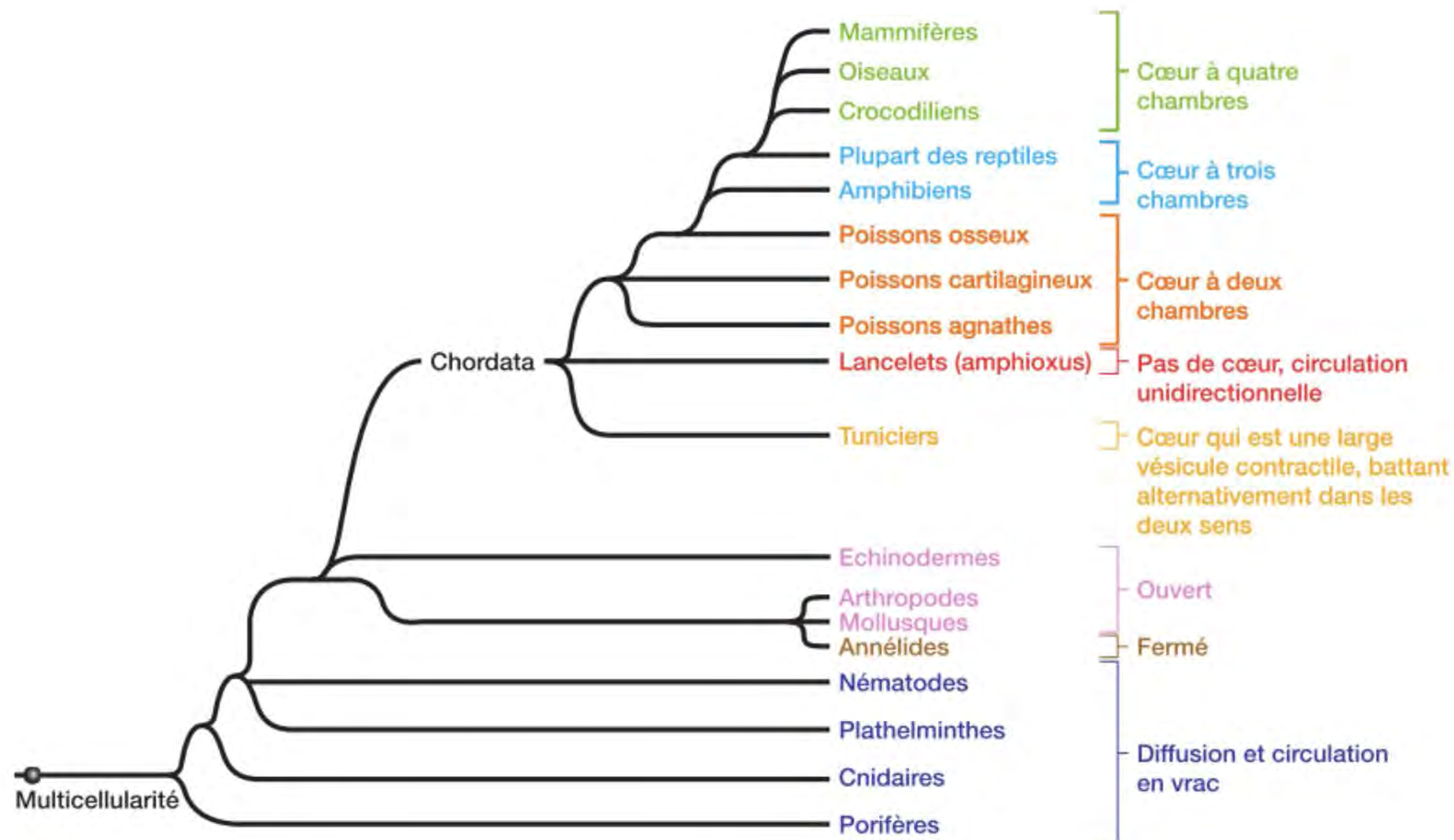



**FIGURE 26.6**

**Tendances phylogénétiques dans les systèmes circulatoires des animaux.** Noter que la complexité croissante des systèmes circulatoires reflète les adaptations à différents environnements – la transition des vertébrés du milieu aquatique au milieu terrestre et l'évolution vers l'endothermie.

Le cœur et les vaisseaux se modifient profondément lors du passage des vertébrés de l'eau à la terre et l'acquisition de l'endothermie (Figure 26.6).

Le cœur d'un poisson osseux a deux chambres de pompage – l'atrium et le ventricule (Figure 26.7*a*). Quand le ventricule se contracte, le sang quitte le cœur et parcourt l'aorte ventrale qui l'amène aux branchies. Dans les branchies, il est oxygéné, perd le gaz carbonique puis entre dans l'aorte dorsale. L'aorte dorsale distribue le sang à tous les organes du corps et le sang retourne au cœur via le système veineux. Le sang ne passe donc qu'une fois par le cœur, le circuit de circulation est qualifié de simple. Il a l'avantage d'acheminer le sang oxygéné des branchies aux capillaires systémiques de tous les organes pratiquement simultanément. Toutefois, la circulation dans les branchies offre une certaine résistance. La pression du sang et le débit du flux vers les organes sont donc réduits. Un tel agencement ne pourrait pas soutenir les taux de métabolisme élevés de la plupart des oiseaux et des mammifères. Le mouvement ondulatoire du corps d'un poisson, enfin, aide au retour du sang vers le cœur.

Chez les amphibiens et les reptiles, l'évolution vers une circulation double, dans laquelle le sang passe par deux fois dans le cœur, a surmonté le problème du flux sanguin lent. Les amphibiens (premiers vertébrés à envahir la terre) et la plupart des reptiles (alligators et crocodiles ont un cœur à quatre chambres) ont des cœurs qui ne sont pas complètement divisés en deux. Chez les amphibiens un ventricule unique pompe le sang à la fois vers les poumons et vers le reste du corps (Figure 26.7*b*). Toutefois, la plupart des amphibiens absorbant plus d'oxygène à travers leur peau qu'au travers des poumons ou des branchies, le sang qui revient de la peau vers le ventricule est enrichi en oxygène. Le sang qui est pompé vers le reste du corps est ainsi hautement oxygéné.

Dans le cœur de la plupart des reptiles, le ventricule est partiellement divisé en côté droit et côté gauche (Figure 26.7*c*). Le sang oxygéné est amené des poumons vers le côté gauche du cœur via les veines pulmonaires et ne se mélange pas au sang désoxygéné présent dans le côté droit. Quand les ventricules se contractent, le sang est envoyé dans deux aortes pour la distribution dans tout le corps aussi bien que vers les poumons. La séparation incomplète des ventricules est une adaptation importante pour les reptiles, comme les tortues, parce qu'elle permet au sang d'être détourné de la circulation pulmonaire durant la plongée ou quand la tortue se rétracte dans sa carapace. Cela conserve l'énergie et dirige le sang vers les organes vitaux pendant les moments où les poumons ne peuvent pas être ventilés.

## Synthèse de la section 26.4

Le cœur des chordés a évolué à partir d'une région musculeuse d'un vaisseau comme cela est visible chez les tuniciers, jusqu'au cœur à deux chambres du poisson, au cœur à trois chambres des amphibiens et de la plupart des reptiles et au cœur à quatre chambres des crocodiliens, des oiseaux et des mammifères. Le développement des branchies chez les poissons a réclamé la présence d'une pompe plus efficace et c'est chez les poissons que nous voyons apparaître une pompe à deux chambres. Les deux premiers élargissements (sinus veineux et atrium) forment la première chambre et les deux suivants (ventricule et cône artériel) forment la seconde chambre.

***Pourquoi le flux sanguin vers les poumons et le corps est-il incomplètement séparé chez les amphibiens ?***

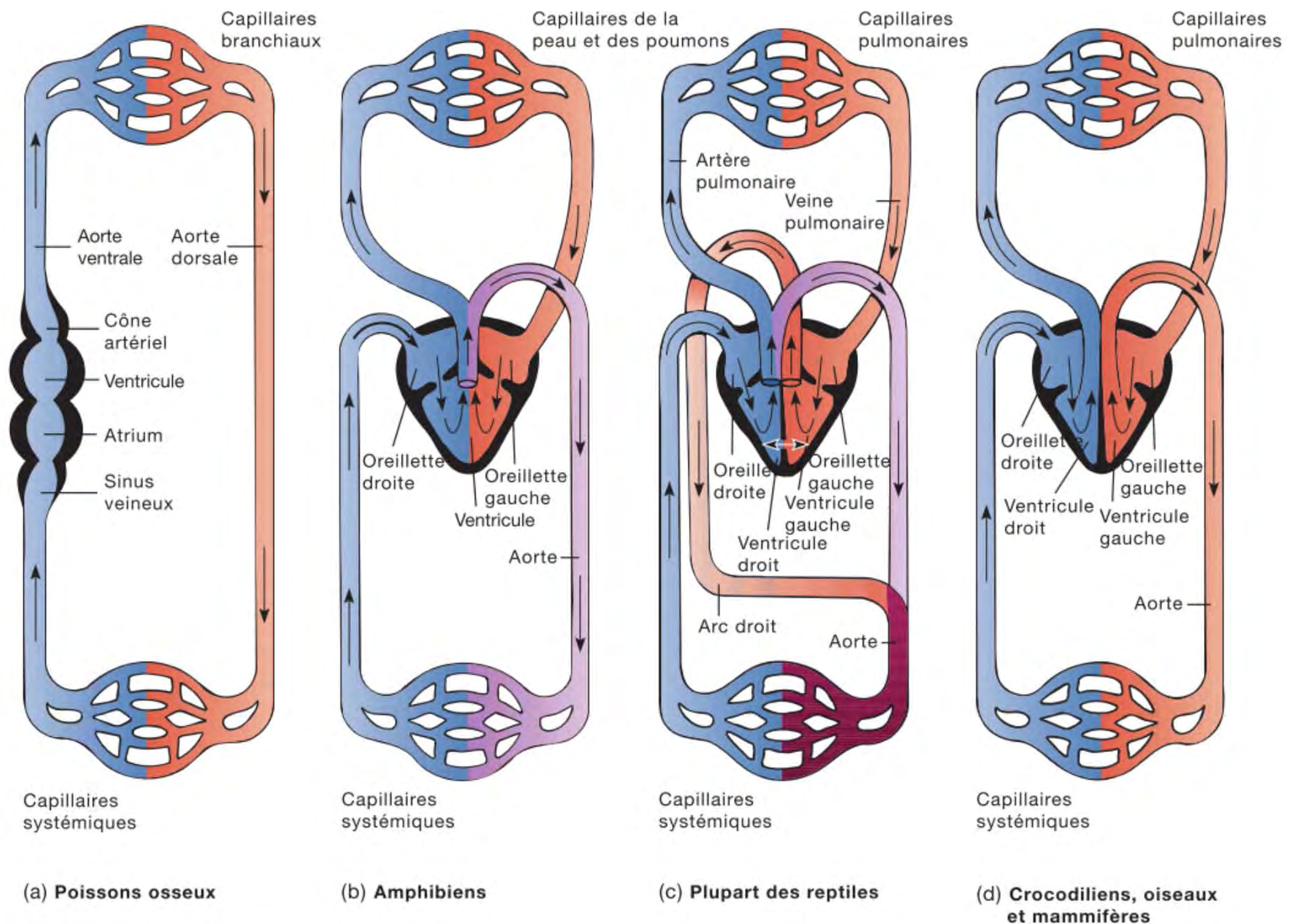



**FIGURE 26.7**

**Cœurs et systèmes circulatoires de vertébrés.** Le sang oxygéné est coloré en rouge ; le sang moins oxygéné en bleu ; un mélange des deux est représenté par la couleur pourpre. (*a*) Chez les poissons osseux le coeur a deux chambres (atrium, ventricule) disposées en série. Les circulations respiratoire et systémique ne sont pas séparées. (*b*) Le coeur d'amphibien a deux oreillettes et un ventricule. Le sang en provenance des poumons arrive à l'oreillette gauche, celui du reste du corps entre par l'oreillette droite. Le sang des deux oreillettes remplit le ventricule qui le pompe dans les circulations respiratoire et systémique. (*c*) La plupart des reptiles montrent une division in complète mais plus ou moins poussée du ventricule en ses deux moitiés. (*d*) Chez les crocodiliens, les oiseaux et les mammifères le ventricule est complètement divisé, le cœur a quatre chambres, les circulations pulmonaire et systémique sont complètement séparées. Les flèches noires indiquent la direction du flux sanguin.

# 26.5 Les cœurs et les systèmes circulatoires des oiseaux, des crocodiliens et des mammifères

## Compétences à acquérir

1. Comparer le flux sanguin à travers le système circulatoire des oiseaux à celui du système circulatoire des mammifères.
2. Relier la mesure de la pression sanguine à la génération de la pression sanguine.

Même si la séparation physiologique du sang dans les ventricules gauche et droit est pratiquement complète chez les reptiles, la séparation anatomique définitive n'est réalisée que chez les crocodiliens (les reptiles apparentés aux oiseaux), les oiseaux et les mammifères (Figure 26.7*d*). Ceci facilite la double circulation requise pour maintenir une pression sanguine élevée. Une pression élevée est essentielle pour délivrer rapidement un sang oxygéné riche en nutriments aux tissus à taux de métabolisme élevé.

Le sang circule, dans le corps des oiseaux, des crocodiliens et des mammifères, en empruntant deux circuits principaux : les circuits systémique et pulmonaire (Figure 26.8). Le **circuit pulmonaire** alimente uniquement les poumons. Il transporte le sang pauvre en oxygène (désoxygéné) du cœur aux poumons où le dioxyde de carbone est éliminé et l'oxygène fixé. Il ramène le sang enrichi en oxygène (oxygéné) au cœur pour être distribué au reste du corps. Le **circuit systémique** approvisionne les cellules, les tissus et les organes du corps avec le sang oxygéné et ramène au cœur le sang désoxygéné.

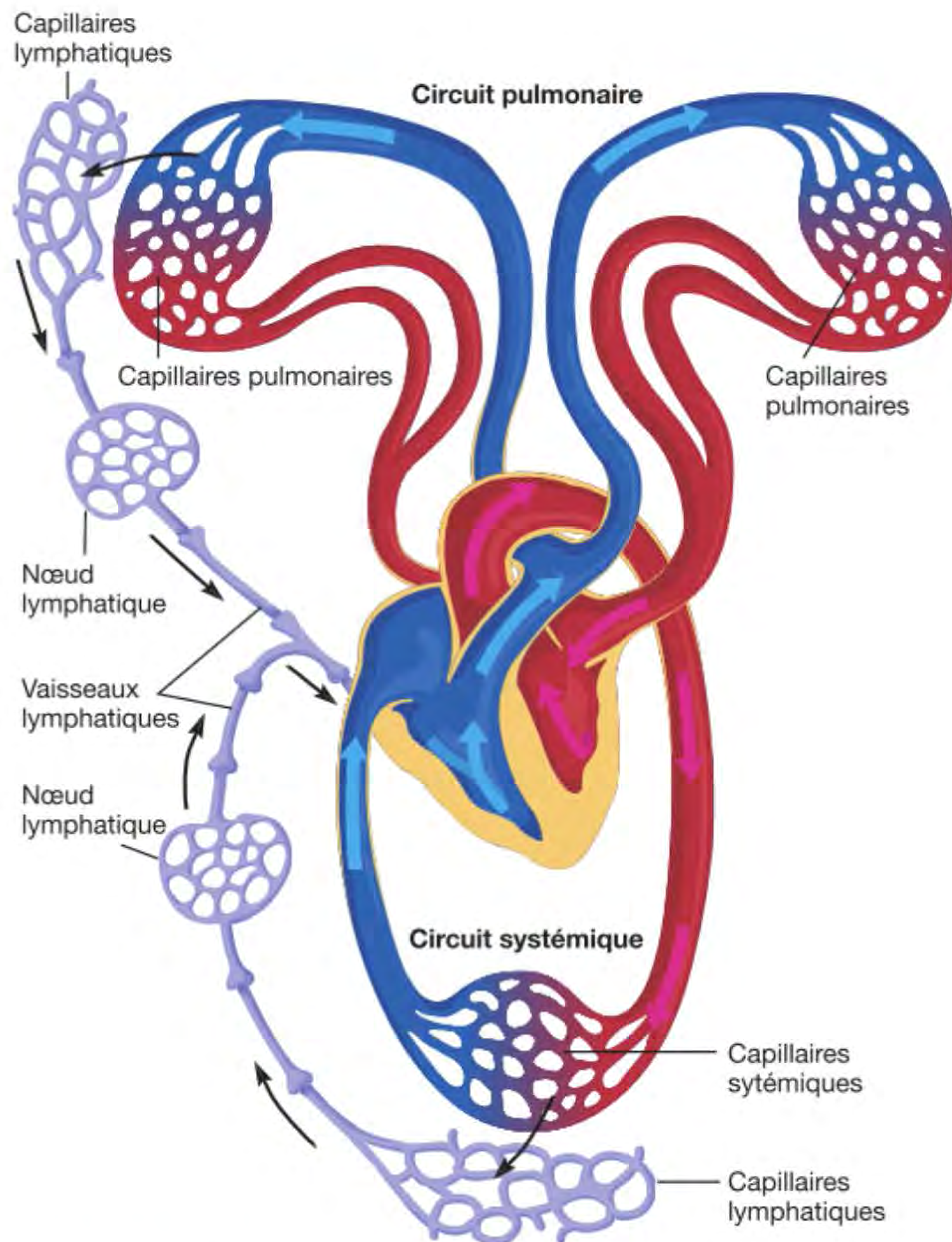



**FIGURE 26.8**

**Circuits circulatoires.** Le système cardiovasculaire d'un oiseau, d'un crocodilien ou d'un mammifère a deux lits principaux de capillaires et circuits de transport : le circuit pulmonaire et le circuit systémique. Le système lymphatique est structuré autour de vaisseaux à une voie qui drainent le fluide interstitiel ou lymphe vers les veines qui atteignent l'oreillette droite. Les flèches noires indiquent le trajet de la lymphe et les flèches colorées (bleues et roses) celui du sang.

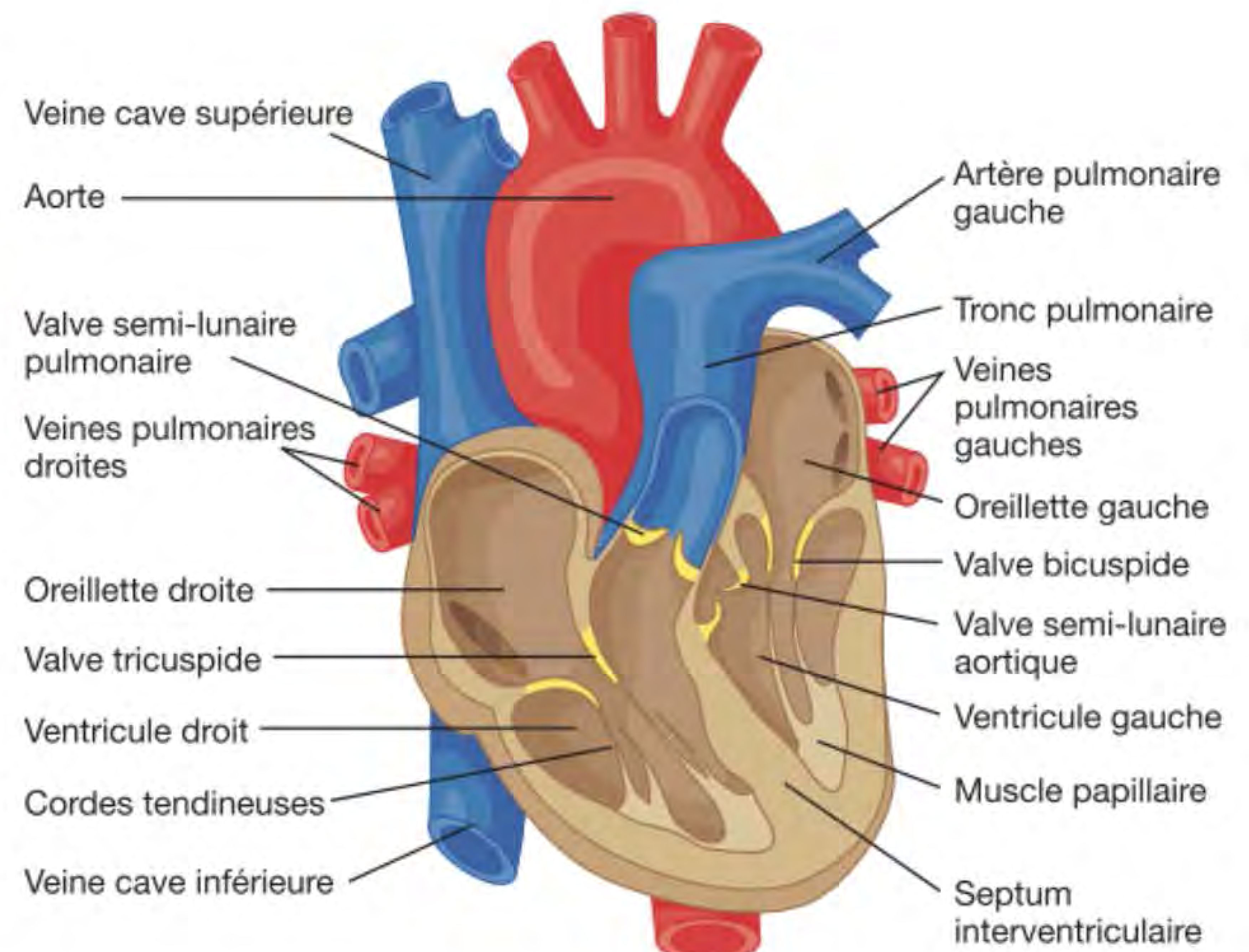



**FIGURE 26.9**

**Structures du cœur humain.** Le sang peu oxygéné en provenance des tissus du corps arrive à l'oreillette droite et s'écoule dans le ventricule droit via la valve (valvule) tricuspide. Le ventricule droit propulse le sang dans le circuit pulmonaire à travers la valve semi-lunaire pulmonaire. Le sang retourne au cœur au niveau de l'oreillette gauche et s'écoule dans le ventricule gauche à travers la valve bicuspide. Le ventricule gauche propulse le sang dans l'aorte à travers la valve semi-lunaire aortique. Les différentes valves du cœur sont colorées en jaune.

## Le cœur des mammifères

Le cœur des mammifères est une pompe qui travaille dur. Le cœur d'un homme moyen bat 70 fois par minute – soit plus de 100 000 fois par jour. Pour une durée de vie de 70 ans, le cœur bat plus de 2,6 milliards de fois sans se fatiguer. Les rythmes cardiaques des autres vertébrés varient en fonction de leur taille et de leur taux de métabolisme. La morue, par exemple, est un ectotherme dont le rythme cardiaque de repos est de 30 battements par minute tandis qu'un endotherme comme le lapin, de même taille, a un rythme de 200 battements par minute. D'une façon générale, les petits animaux ont un rythme cardiaque plus élevé que celui des animaux de grande taille. Cela est dû au taux de métabolisme qui augmente lorsque la taille décroît. Ainsi, le cœur d'un éléphant a un rythme de l'ordre de 25 battements par minute, celui d'un chat est de 220, d'une souris de 400 et celui d'une musaraigne de 4 grammes (le plus petit mammifère) de 800.

Pour étudier la structure d'un cœur mammalien, il n'y a pas de meilleur exemple que le nôtre. (Le cœur des autres mammifères et celui des oiseaux sont similaires au nôtre). La majeure partie du cœur est constituée par le myocarde ou tissu musculaire cardiaque (Gr. *myo*, muscle). L'enveloppe protectrice du cœur, toutefois, est un tissu conjonctif fibreux appelé épicarde (Gr. *epi*, au-dessus). Le tissu conjonctif et l'endothélium forment l'intérieur du cœur ou l'endocarde (Gr. *endo*, à l'intérieur). (L'endothélium est une simple couche de cellules endothéliales bordant les chambres du cœur et la lumière des vaisseaux sanguins ; *voir Figure 26.5*).

Les moitiés gauche et droite du cœur constituent deux pompes séparées, chacune subdivisée en deux chambres (Figure 26.9). Dans chaque moitié, le sang s'écoule dans un atrium à paroi mince (L. *antichambre*, chambre d'attente) (pl., atria), puis dans un ventricule à paroi épaisse. Les valves se situent entre les chambres supérieures et inférieures. La valve tricuspide est entre l'oreillette et le ventricule droits, et la bicuspide entre l'oreillette et le ventricule gauches. (Elles portent le nom général de valves AV ou atrioventriculaires). La valve semi-lunaire pulmonaire est à la sortie du ventricule droit et la valve semi-lunaire aortique est à la sortie du ventricule gauche. (Elles portent le nom général de valves semi-lunaires). L'ouverture et la fermeture de toutes ces valves sont provoquées par les changements de pression du sang lors des contractions du cœur marquant chaque battement. Comme les valves des veines, celles du cœur empêchent le retour en arrière du sang qui progresse ainsi dans une seule direction.

Le battement cardiaque est une séquence de contractions et de relaxations musculaires représentant le cycle cardiaque. Un « pacemaker », petite masse de tissu appelée nœud sinoatrial (nœud SA), située à l'entrée de l'oreillette droite, initie chaque battement (Figure 26.10). (Le pacemaker étant dans le cœur, une innervation

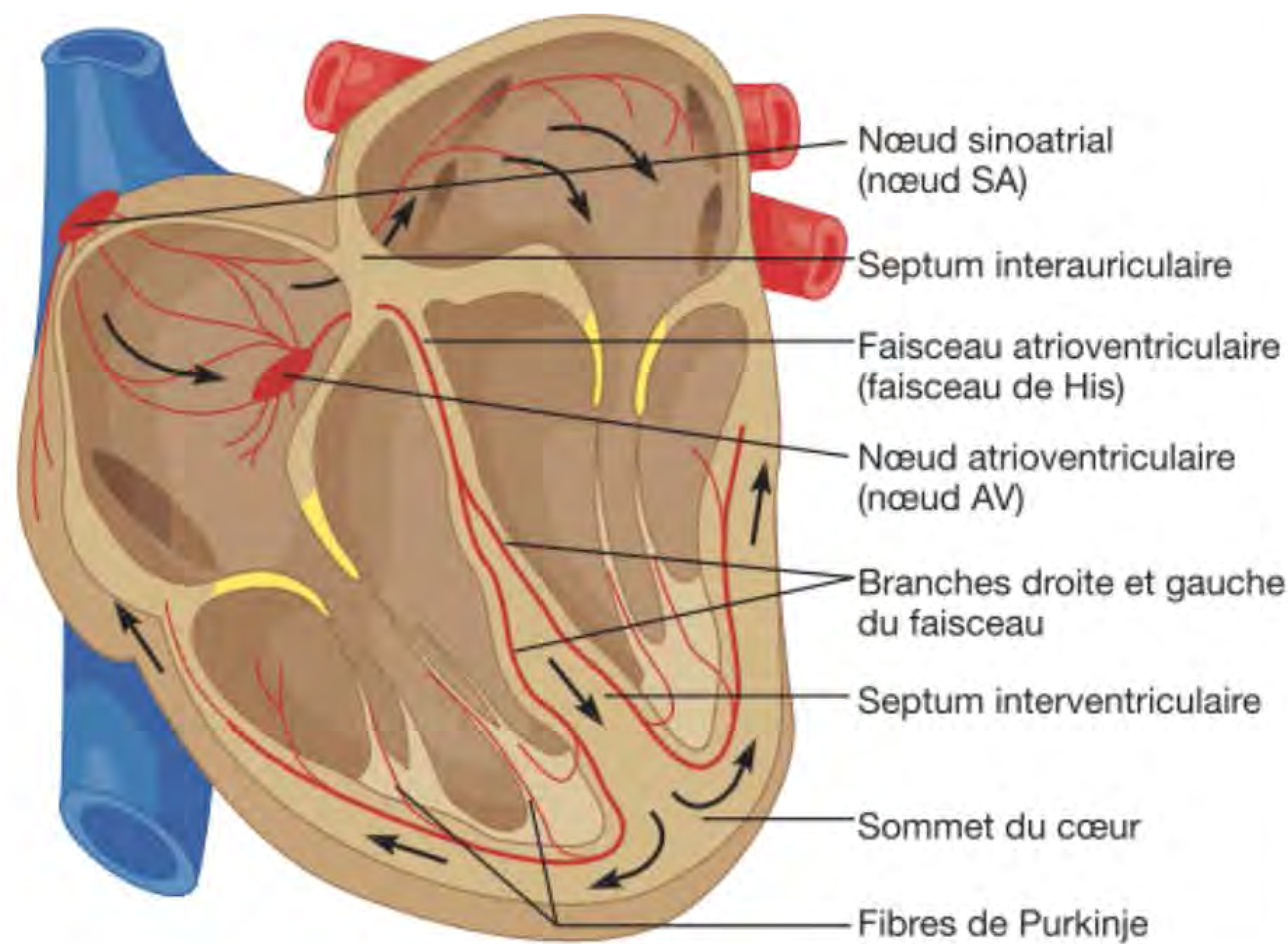



**FIGURE 26.10**

**Système de conduction électrique du cœur humain.** Le nœud SA initie la vague de dépolarisation, qui se propage successivement à travers le myocarde auriculaire vers le nœud AV, le faisceau atrioventriculaire, les branches droite et gauche du faisceau, les fibres de Purkinje et le myocarde ventriculaire. Les flèches noires indiquent le trajet suivi par l'onde de dépolarisation.

n'est pas nécessaire, ce qui explique qu'une transplantation de cœur sans connexions nerveuses est possible). Le nœud SA initie le cycle cardiaque en produisant un potentiel d'action qui se propage dans les deux oreillettes provoquant leur contraction simultanée. Le potentiel d'action atteint ensuite le nœud atrioventriculaire (nœud AV), proche du septum interatrial. De là, il emprunte la voie du faisceau atrioventriculaire (faisceau de His) au sommet du septum interventriculaire. Le faisceau se divise en deux branches, droite et gauche, en continuité avec les fibres de Purkinje des parois ventriculaires. La stimulation de ces fibres entraîne la contraction quasi simultanée des deux ventricules et l'expulsion du sang dans les circuits pulmonaire et systémique.


**Animation** Cycle cardiaque


**Video** Cycle cardiaque

Le potentiel d'action se déplace à la surface du cœur créant un courant qui est transmis à la surface du corps (avec des pertes) sous la forme d'un électrocardiogramme (ECG).


**Animation** Système de conduction du cœur


**Video** Système de conduction cardiaque

Au cours de chaque cycle, les oreillettes et les ventricules passent par une phase de contraction ou **systole** et une phase de relâchement ou **diastole**. Lorsque les oreillettes se relâchent et se remplissent de sang, les ventricules sont aussi en phase de décontraction. Durant la diastole, le sang qui retourne au cœur entre dans les oreillettes et s'écoule dans les ventricules par les valves AV ouvertes. La contraction des atria complète le remplissage des ventricules en propulsant les 10 % de sang qu'elles contiennent encore. Quand les ventricules se contractent, les valves AV se ferment et les valves semi-lunaires s'ouvrent permettant au sang d'être pompé (ou refoulé) dans les artères pulmonaires et l'aorte. Une fois le sang éjecté des ventricules, ces derniers se relâchent et un nouveau cycle est enclenché.

## Pression sanguine

La contraction ventriculaire génère la **pression sanguine**, qui force le sang dans les circuits pulmonaire et systémique. Plus précisément, la pression sanguine est la force que le sang exerce contre la paroi des vaisseaux. Bien que cette force concerne la totalité du système vasculaire, le terme de pression sanguine fait référence communément à la pression dans le système artériel systémique.

La pression sanguine artérielle augmente et diminue selon un rythme qui correspond aux phases du cycle cardiaque. Quand les ventricules se contractent (systole ventriculaire) la pression dans les artères augmente brusquement. La pression maximale atteinte durant la contraction ventriculaire est appelée **pression systolique**. Quand les ventricules entrent en diastole, la pression artérielle chute et la valeur la plus faible atteinte dans les artères avant une nouvelle systole ventriculaire est appelée **pression diastolique**.


**Video** Flux sanguin et pression sanguine

Chez les êtres humains, la pression systolique normale d'un jeune adulte est d'environ 120 mm Hg, valeur de la pression requise pour qu'une colonne de mercure dans un sphygmomanomètre atteigne une hauteur de 120 mm. La pression diastolique est à peu près de 80 mm. Conventionnellement ces lectures sont exprimées sous la forme 120/80. Les pressions systoliques et diastoliques de quelques autres vertébrés sont les suivantes : grand dauphin (150/121), cheval (100/60), rat de laboratoire (130/91), chien (140/80), tortue (25/10) et poisson-chat (40/30). La raison pour laquelle la pression sanguine est plus élevée chez les mammifères et les oiseaux tient à ce que ces animaux ont besoin d'un flux sanguin important pour répondre à la demande en oxygène élevée de leurs tissus.

### Synthèse de la section 26.5

Chez les oiseaux et les mammifères, le sang désoxygéné circule dans le circuit pulmonaire de l'oreillette droite au ventricule droit, puis aux poumons. Le sang oxygéné revient au cœur par l'oreillette gauche. Il progresse de l'oreillette gauche au ventricule gauche, puis emprunte le circuit systémique qui le distribue au reste du corps. Du corps, le sang désoxygéné retourne à l'oreillette droite. La pression sanguine est exprimée comme le rapport pression systolique sur pression diastolique et est mesurée par un sphygmomanomètre (communément appelé tensiomètre).

***Quel est l'avantage physiologique d'avoir des ventricules séparés pour les oiseaux, les crocodiliens et les mammifères ?***

# 26.6 Le système lymphatique est un système ouvert à une voie

### Compétence à acquérir

1. Décrire comment fonctionne le système lymphatique.

Le **système lymphatique** des vertébrés débute par de petits vaisseaux ou capillaires lymphatiques qui sont au contact direct du liquide interstitiel qui entoure les tissus (*voir Figure 26.8*). Le système a quatre fonctions majeures : (1) collecter et drainer le liquide qui filtre du courant sanguin et s'accumule dans l'espace extracellulaire ; (2) restituer les petites quantités de protéines qui ont quitté les cellules ; (3) transporter les lipides absorbés au niveau du petit intestin ; et (4) transporter les particules étrangères et les débris cellulaires vers des centres d'évacuation appelés nœuds lymphatiques. Les capillaires lymphatiques convergent pour former des vaisseaux

de diamètre plus important appelés lymphatiques. Les lymphatiques ont une paroi fine avec des valves qui assurent un flux unidirectionnel de la lymphe. La **lymphe** (L. *lympha*, eau claire) est un fluide extracellulaire qui s'accumule dans les vaisseaux lymphatiques. Les vaisseaux lymphatiques principaux se vident de la lymphe dans la circulation veineuse près du cœur. Ces vaisseaux drainent les nœuds lymphatiques situés sur leur trajet. Les nœuds lymphatiques (auparavant appelés ganglions lymphatiques N. d. T.) sont concentrés dans plusieurs régions du corps et jouent un rôle important dans la défense contre les maladies.

Les mouvements de la lymphe chez les mammifères sont dus aux muscles squelettiques serrés contre les vaisseaux lymphatiques. Dans quelques cas, les vaisseaux lymphatiques se contractent également de manière rythmique. Chez beaucoup de poissons, tous les amphibiens et reptiles, les embryons d'oiseaux et quelques oiseaux adultes, le mouvement de la lymphe est amplifié par des **cœurs lymphatiques**.

En plus des éléments précédemment mentionnés, le système lymphatique des oiseaux et des mammifères comprend des organes lymphoïdes – la rate, le thymus, la bourse de Fabricius chez les oiseaux (*voir Figure 25.12*), les amygdales et les glandes adénoïdes chez les mammifères (plus couramment connues sous le nom de végétations N. d. T.). Le Tableau 26.1 rassemble les composants majeurs du système lymphatique. Le système lymphatique est également essentiel dans la défense des animaux contre les blessures et les attaques.

**TABLEAU 26.1**
**PRINCIPAUX CONSTITUANTS STRUCTURAUX ET FONCTIONNELS DU SYSTÈME LYMPHATIQUE DES VERTÉBRÉS**

| STRUCTURE | FONCTION |
|---|---|
| Capillaires lymphatiques | Collectent l'excès de liquide extracellulaire dans les tissus |
| Lymphatiques | Transportent la lymphe des capillaires lymphatiques aux veines du cou, assurant le retour de la lymphe au sang circulant |
| Nœuds lymphatiques | Sites d'accueil des globules blancs du sang qui détruisent les substances étrangères ; jouent un rôle dans la formation des anticorps |
| Rate | Filtre les substances étrangères présentes dans le sang ; produit des cellules phagocytaires ; stocke les globulesrouges ; fournit du sang au corps en cas d'hémorragie |
| Thymus (mammifères et autres vertébrés) | Impliqué dans le développement initial du système immunitaire ; site de différenciation des lymphocytes T |
| Bourse de Fabricius (chez les oiseaux) | Organe lymphoïde situé à l'extrémité postérieure du tractus digestif ; site de production des cellules B Matures |

### Synthèse de la section 26.6

Le fluide interstitiel en excès qui filtre des capillaires est appelé lymphe. La lymphe retourne au système cardiovasculaire via le système lymphatique, un système unidirectionnel de vaisseaux. Chez certains animaux, des cœurs lymphatiques participent à la propulsion de la lymphe.

***Quelle est la relation physiologique entre les systèmes lymphatique et circulatoire ?***

## 26.7 Échange de gaz

### Compétences à acquérir

1. Comparer et faire la différence entre les systèmes respiratoires des protistes et des animaux.
2. Décrire un poumon en « livre ».

Pour pouvoir profiter de la riche source d'énergie que la matière organique terrestre recèle, les animaux doivent résoudre deux problèmes pratiques. En premier, ils doivent fragmenter et digérer cette matière de façon à ce qu'elle puisse entrer dans les cellules qui la métabolisent (le Chapitre 27 décrit le processus de digestion). En second lieu, ils doivent approvisionner les cellules avec, à la fois, la quantité d'oxygène suffisante requise pour la respiration aérobie et une voie d'élimination pour le dioxyde de carbone produit par la respiration. Ce processus d'échange de gaz avec l'environnement, encore appelé respiration externe, fait l'objet du reste du chapitre.

### Surfaces respiratoires

Les protistes et les animaux utilisent cinq types principaux de systèmes respiratoires (surfaces) : (1) diffusion simple à travers les membranes plasmiques, (2) trachées, (3) échange cutané (tégument ou surface du corps), (4) branchies et (5) poumons. La discussion porte maintenant sur chacune de ces surfaces.

### Systèmes respiratoires des invertébrés

Chez les protistes unicellulaires, comme les protozoaires, la **diffusion** à travers la membrane plasmique assure les mouvements des gaz à l'intérieur et hors de l'organisme (Figure 26.11*a*). Certains invertébrés multicellulaires ont, soit des corps très aplatis (exemple les vers plats) dans lesquels toutes les cellules sont relativement proches de la surface, soit des corps à paroi fine et creuse (exemple *Hydra*) (Figure 26.11*b*, *c*). Les gaz diffusent à nouveau à l'intérieur ou à l'extérieur de l'animal.

Les invertébrés comme les vers de terre, qui vivent dans des environnements humides, pratiquent l'**échange tégumentaire**. Les vers de terre ont des réseaux de capillaires sous le tégument et échangent les gaz avec les espaces aériens situés entre les particules du sol (*voir Figure 12.12*).

La plupart des invertébrés aquatiques assurent les échanges gazeux à travers des **branchies**. Les branchies les plus simples sont des projections épidermiques, de petite taille et dispersées, comme le sont celles des étoiles de mer. D'autres invertébrés aquatiques ont leurs structures d'échange regroupées dans des aires plus restreintes. Par exemple, les parapodes des annélides marins, très richement vascularisés, fonctionnent comme des branchies.

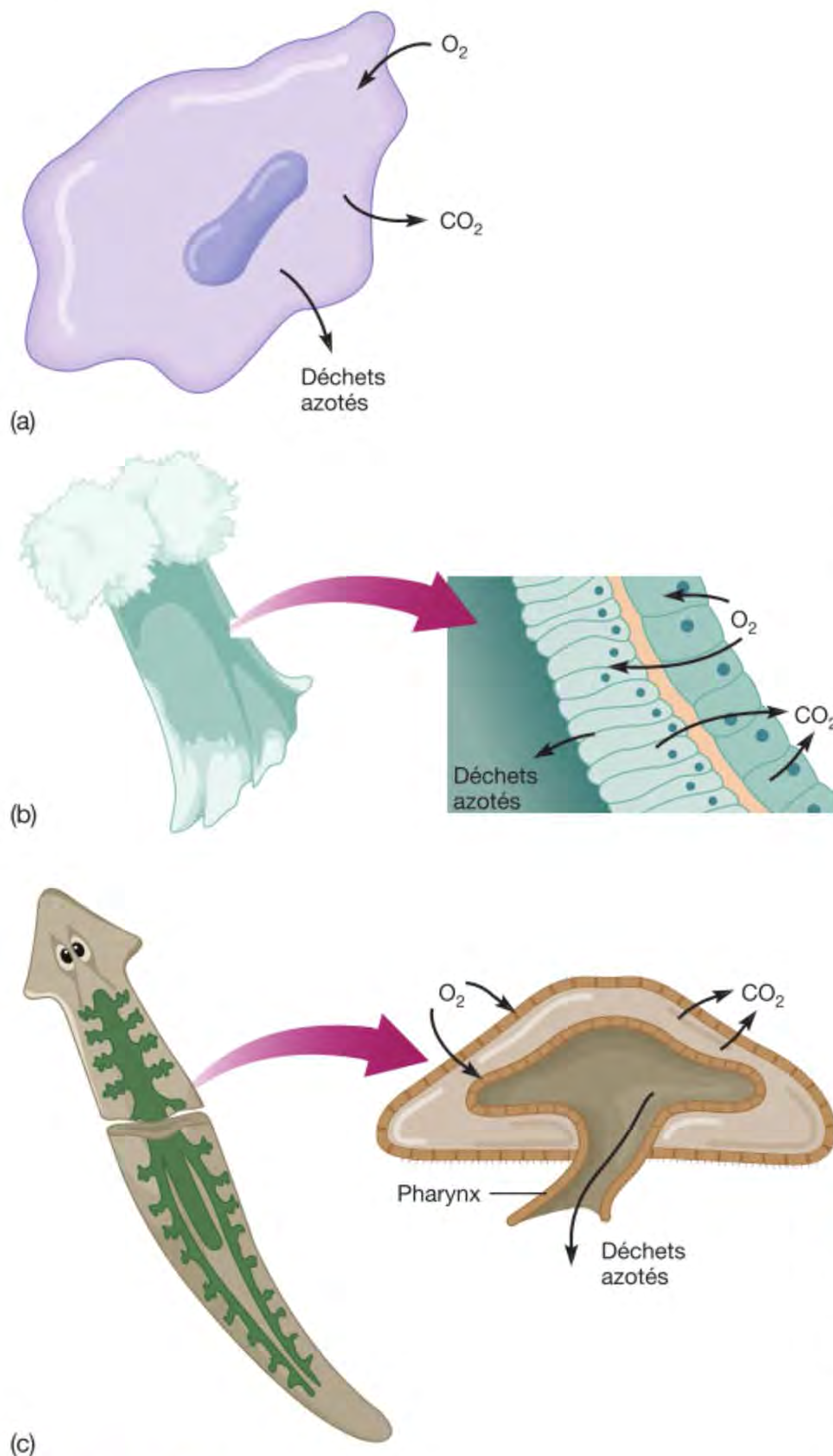



**FIGURE 26.11**

**Respiration chez les invertébrés : diffusion à travers les surfaces corporelles.** Les cellules des petits organismes, comme (*a*) les protozoaires, (*b*) les cnidaires et (*c*) les vers plats, sont en contact suffisamment étroit avec l'environnement pour ne pas avoir besoin d'un système respiratoire. La diffusion déplace les gaz, ainsi que les produits de déchets, vers l'intérieur ou hors des organismes.

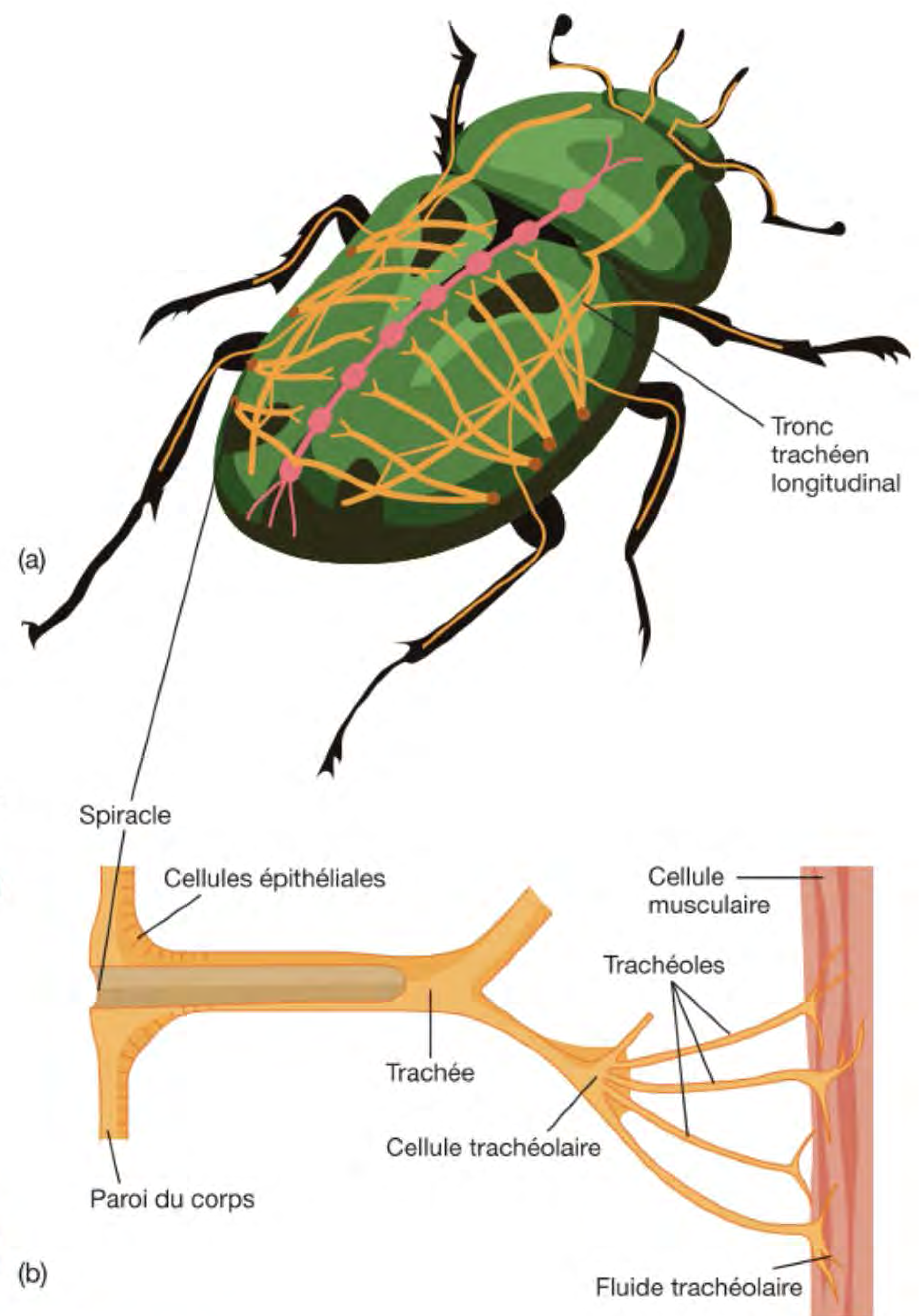



**FIGURE 26.12**

**Respiration des invertébrés : un système trachéen.** (*a*) Système trachéen d'un insecte avec les troncs trachéens principaux. (*b*) Les trachéoles arrivent au contact des cellules et leur portion terminale est remplie de liquide dans lequel les gaz se dissolvent.

Les crustacés et les mollusques ont des branchies compactes et protégées par des dispositifs durs (*voir Figure 11.9*). De telles branchies sont divisées en structures hautement ramifiées qui augmentent la surface des échanges.

Certains invertébrés terrestres (insectes, centipèdes, certaines mites, les tiques et les araignées) ont des **systèmes trachéens** qui consistent, comme cela a déjà été décrit, en tubes ramifiés bordés de chitine (les trachées) (Figure 26.12*a*). Les trachées s'ouvrent à l'extérieur par des spiracles, qui, habituellement, ont des dispositifs de fermeture qui évitent une perte d'eau excessive. Les spiracles conduisent à des troncs trachéens ramifiés, qui donnent naissance à des branches de plus petit diamètre, appelées trachéoles dont les extrémités aveugles sont étroitement accolées à toutes les cellules du corps. Parce qu'aucune cellule n'est éloignée de plus de 2 ou 3 microns d'une trachéole, les échanges avec les tissus peuvent se faire par diffusion (Figure 26.12*b*). La plupart des insectes ont des mécanismes de ventilation qui assurent l'aspiration de l'air dans les trachées et son expulsion. Ainsi, les contractions des muscles du vol compriment et élargissent alternativement les troncs trachéens du thorax et ventilent les trachées.

Les arachnides possèdent des trachées, des poumons en feuillets de livre ou les deux. Les **poumons en « livres »** sont des invaginations paires de la paroi ventrale du corps qui se replient en une série de lamelles en forme de feuilles (Figure 26.13 ; *voir aussi Figures 14.9 et 14.12*). L'air pénètre dans le poumon par une ouverture en forme de fente, le spiracle et circule entre les lamelles. Les gaz diffusent entre l'hémolymphe qui circule dans les lamelles et l'air de la chambre. Une certaine ventilation peut être assurée par la musculature attachée sur le côté dorsal de la chambre. Sa contraction dilate la chambre et ouvre le spiracle, mais les mouvements de gaz se font pas diffusion.

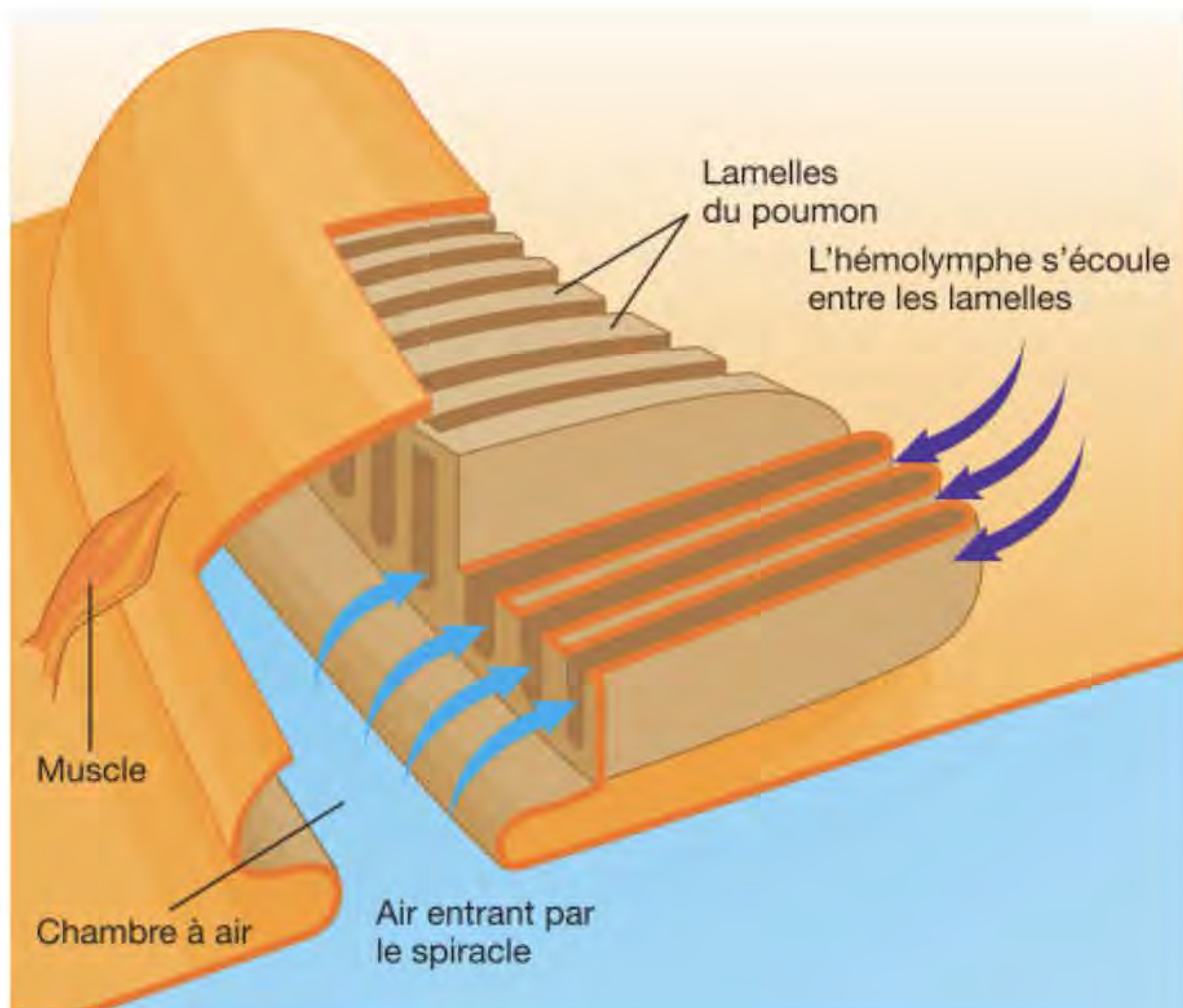



**FIGURE 26.13**

**Respiration des invertébrés : un poumon en livre (poumon livre).** Structure d'un poumon en livre d'un arachnide (araignée). L'air entre dans la chambre à air, au niveau du spiracle, par diffusion et par ventilation due à la contraction de muscles. Il diffuse dans les espaces lamellaires ; l'hémolymphe circule dans les espaces lamellaires hémolymphatiques qui alternent avec les espaces aériens. De petites projections en forme de chevilles maintiennent les lamelles séparées. En raison de cet arrangement l'air (flèches bleues) et l'hémolymphe (flèches pourpres) se déplacent le long des faces opposées d'une lamelle en sens inverse, à contre-courant, permettant les échanges gazeux par diffusion.

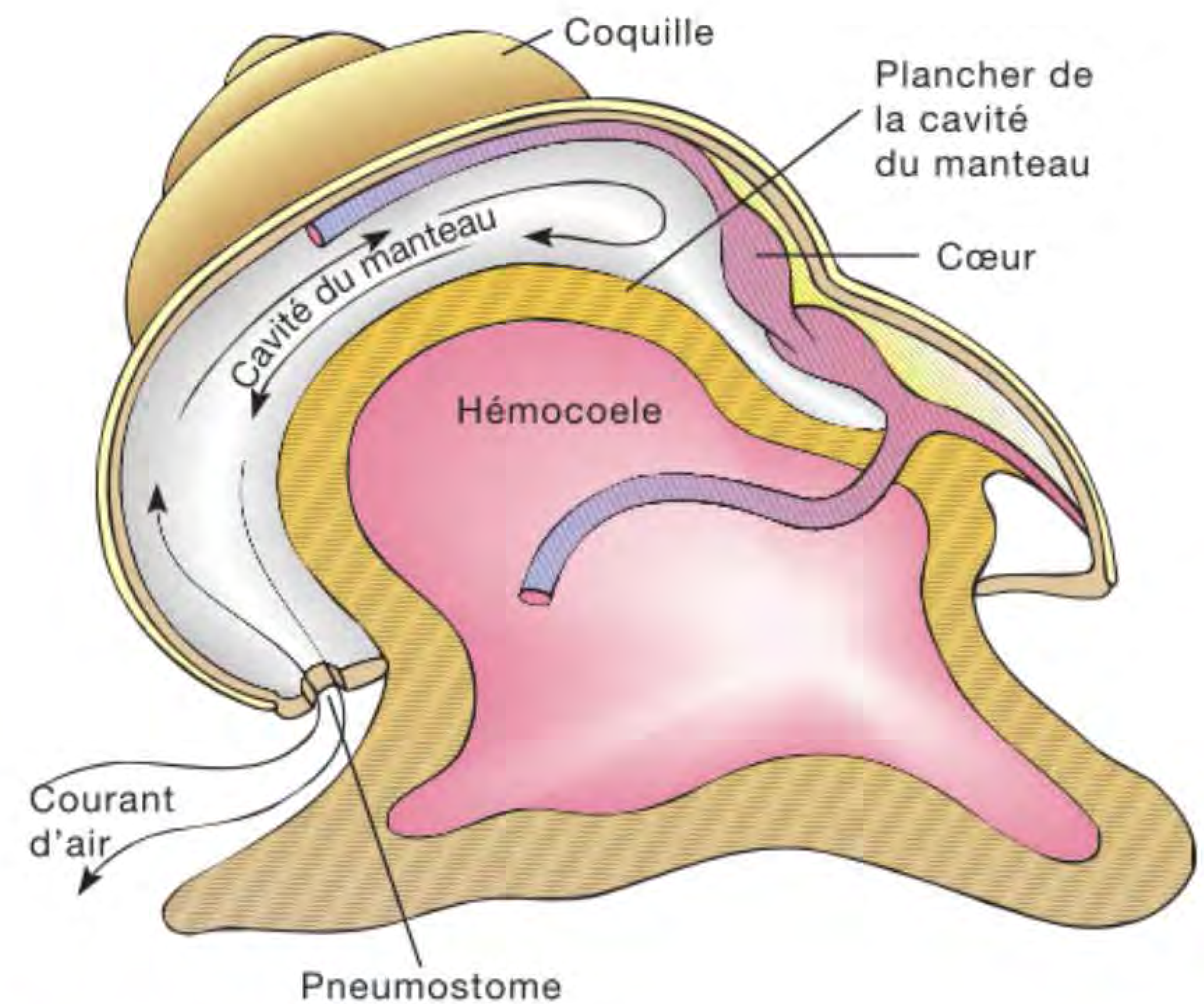



**FIGURE 26.14**

**Respiration des invertébrés : le poumon d'un gastéropode Pulmoné.** La cavité du manteau (cavité palléale) de l'escargot pulmoné *Lymnea* est très vascularisée et fonctionne comme un poumon. L'abaissement du plancher de la cavité augmente le volume de celle-ci et entraîne l'aspiration de l'air. Le surélèvement du plancher et la diminution du volume de la cavité provoquent l'expulsion de l'air. L'entrée et la sortie de l'air se font au niveau d'un pore unique, le pneumostome. Les flèches noires tracent la direction du déplacement de l'air

Le seul autre groupe important d'invertébrés terrestres pourvus de structures spécialisées dans la prise de l'air est celui des mollusques gastéropodes de la classe des Pulmonés – les escargots terrestres et les limaces. La structure d'échange est un **poumon** qui s'ouvre à l'extérieur par un pore appelé **pneumostome** (Gr. *pneumo*, souffle + *stoma*, bouche) (Figure 26.14). Ce poumon dérive d'une structure commune aux mollusques – le manteau – qui chez d'autres mollusques abrite les branchies et d'autres organes. Certains des escargots pulmonés plus primitifs sont aquatiques (eau douce) et ferment le pneumostome durant l'immersion. Ils l'ouvrent lorsqu'ils reviennent à la surface pour respirer l'air. La plupart des pulmonés supérieurs sont terrestres et utilisent le poumon comme structure d'échange. Le poumon peut être ventilé en arquant, puis aplatissant le corps, mais les échanges se font par diffusion au niveau du pneumostome ouvert la plupart du temps.

### Synthèse de la section 26.7

Les protistes et les invertébrés ont cinq types principaux de systèmes respiratoires : (a) diffusion simple à travers la membrane plasmique comme chez les protozoaires unicellulaires, les vers plats et *Hydra* ; (b) trachées comme chez les insectes ; (c) échange cutané à travers le tégument (chez les vers de terre par exemple) ; (d) branchies (crustacés, certains mollusques) ; (e) poumons (escargots, arachnides). Les poumons « en livre » sont des invaginations paires de la paroi ventrale du corps qui se replient en une série de lamelles aplaties comme des feuilles.

***Citez une stratégie évolutive (structure) qui maximalise les échanges de gaz.***

## 26.8 Système respiratoire des vertébrés

### Compétences à acquérir

1. Préciser l'importance de la respiration bimodale dans la transition évolutive d'un environnement aquatique à un environnement terrestre.
2. Comparer et faire la différence entre les mécanismes de la respiration des amphibiens et des reptiles.

Les vertébrés aquatiques (poissons, amphibiens et certains reptiles) effectuent leurs échanges gazeux à travers une combinaison de surfaces d'échange suivantes : la surface cutanée du corps, des branchies filamenteuses externes, des branchies lamellaires internes. La **respiration bimodale** est la capacité d'un organisme d'échanger les gaz respiratoires simultanément avec l'air et l'eau. Un organisme bimodal (comme certaines salamandres, les crabes, les barnacles, les mollusques bivalves et les poissons dipneustes) utilisent des branchies pour la respiration aquatique et des poumons pour la respiration aérienne. Toutefois, une partie des échanges se réalise toujours à travers le tégument et certains organismes sont donc trimodaux (peau, branchies et poumons). La respiration bimodale fut une adaptation respiratoire importante qui rendit possible la transition évolutive des habitats aquatiques aux habitats terrestres. Des changements fondamentaux dans la structure et le fonctionnement des organes respiratoires ont accompagné cette transition écologique évolutive. Chez les vertébrés terrestres à respiration aérienne (reptiles, oiseaux et mammifères), les poumons ont remplacé les branchies.

## Échange cutané

Certains vertébrés qui ont des poumons ou des branchies, comme quelques tortues aquatiques, les salamandres avec poumons, les serpents, les poissons et les mammifères, utilisent la **respiration cutanée** ou échange tégumentaire en complément. Toutefois, les échanges cutanés sont plus développés chez les grenouilles, les crapauds, les salamandres sans poumon et les tritons.

La peau des amphibiens a la structure la plus simple de tous les organes respiratoires de vertébrés (*voir Figure 23.6*). Chez les grenouilles, un réseau uniforme de capillaires s'étend, dans un plan, directement sous l'épiderme. Cet arrangement vasculaire facilite l'échange de gaz entre le lit de capillaires et l'environnement par le double processus de diffusion et de convection. Une couche de mucus qui maintient la peau humide la protège des blessures et optimise les échanges. Certains amphibiens capturent plus de 25 % de leur oxygène par ce type d'échange et les salamandres pléthodontides dépourvues de poumon assurent tous leurs échanges gazeux par la peau et la région bucco-pharyngienne.

## Branchies

Les branchies sont des organes respiratoires formés, soit d'une fine couche d'épiderme, humide, vascularisée qui permet les échanges à travers de fines membranes branchiales, soit d'une très fine couche épidermique reposant sur un derme richement vascularisé. Les formes larvaires de beaucoup de poissons et d'amphibiens ont des branchies externes qui se projettent hors du corps (Figure 26.15). Les poissons adultes ont des branchies internes.

Les échanges gazeux à travers les surfaces branchiales internes sont extrêmement efficaces (Figure 26.16 ; *voir également Figure 18.16*). Cela tient à ce que le sang et l'eau se déplacent selon des directions opposées de part et d'autre de l'épithélium lamellaire (mécanisme à contre-courant). L'eau est d'abord au contact de la portion de lamelle branchiale qui renferme du sang prêt à la quitter. Ce sang a une concentration relativement élevée d'oxygène, prélevé un peu plus tôt dans la lamelle. Comme l'eau, au point d'entrée, n'a pas perdu d'oxygène, un gradient de diffusion s'installe et favorise le passage de plus d'oxygène dans le sang. L'eau passe ensuite au niveau de la portion des vaisseaux qui renferme du sang en provenance du corps donc peu oxygéné. Même si l'eau a déjà perdu de l'oxygène au profit du sang, sa concentration en oxygène demeure encore supérieure à celle du sang. Le gradient de diffusion établi favorise donc le passage de l'oxygène vers le sang. Le gaz carbonique diffuse dans l'eau, car sa concentration (pression) est plus élevée dans le sang que dans l'eau. L'efficacité de ce mécanisme d'échange à contre-courant tient à ce qu'il maintient un gradient de concentration donc de diffusion entre le sang et l'eau sur toute la longueur du lit de capillaires intralamellaire.

## Poumons

Un **poumon** est un organe respiratoire interne qui a la forme d'un sac. Le poumon typique d'un vertébré terrestre comprend une ou plusieurs poches internes aveugles dans lesquelles l'air entre et sort. L'épithélium respiratoire des poumons est fin, bien vascularisé, subdivisé en un grand nombre de petites unités dont l'ensemble augmente considérablement la surface d'échange entre l'air pulmonaire et le sang. Cette organisation en poches aveugles, toutefois, limite l'efficacité avec laquelle l'oxygène et le gaz carbonique sont échangés avec l'atmosphère, car seule une partie de l'air pulmonaire est



**FIGURE 26.15**

**Respiration des vertébrés : branchies externes.** Cet axolotl (*Ambystoma tigrinum*) différencie des branchies externes à large surface pour l'échange des gaz avec l'eau..

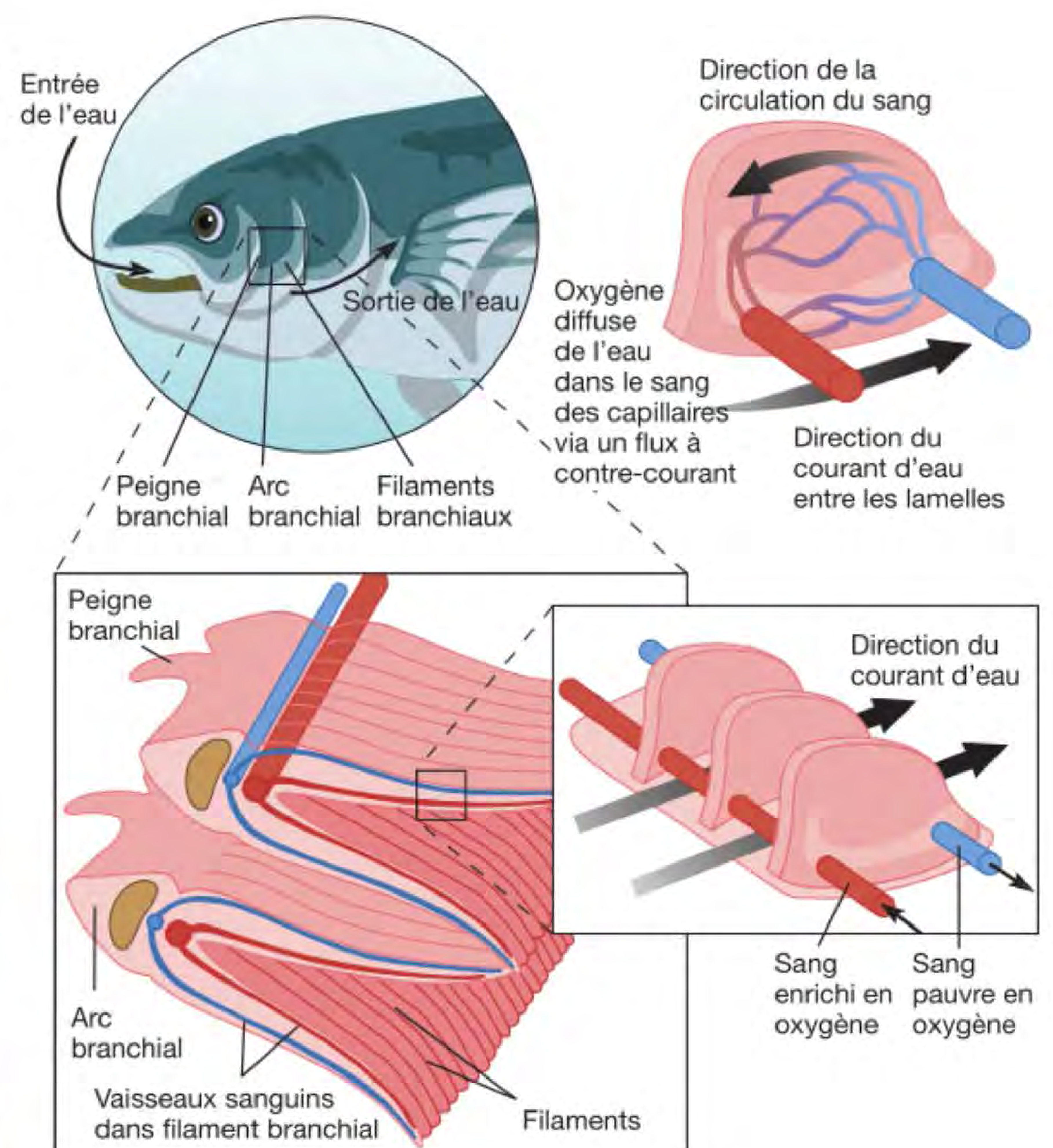



**FIGURE 26.16**

**Respiration des vertébrés : branchies internes.** Les branchies internes plumeuses de ce poisson osseux sont visibles une fois l'opercule protecteur enlevé. Chaque côté de la tête porte quatre arcs branchiaux et chacun d'eux supportent de nombreux filaments. Un filament abrite des capillaires dans ses lamelles. Noter que la direction du courant d'eau est opposée à celle du sang. Ce dispositif à contre-courant permet d'extraire une quantité maximale d'oxygène de l'eau.

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

### Raffinements évolutifs dans les branchies de Thons

Les thons sont parmi les athlètes au sommet concernant l'endurance de la respiration en eau. Ils sont extrêmement actifs et des prédateurs nageurs très rapides. Exploitant leurs muscles rouges de nage, ils se déplacent continuellement, de jour comme de nuit, parcourant à peu près 100 km par jour à la recherche des proies. Ils doivent donc être capables d'acquérir très rapidement de l'oxygène. L'eau n'est pas riche en oxygène et le système respiratoire (branchies) des thons a évolué de manière à extraire rapidement l'oxygène de l'eau pour le fournir au système circulatoire qui le délivre aux tissus du corps.

Comme la plupart des poissons, les thons respirent avec des branchies (*voir Figures 18.16 et 26.16*). Leurs branchies, toutefois, ne ressemblent pas à celles des autres poissons. Elles sont, au contraire, supérieurement spécialisées pour la prise de l'oxygène. Ceci illustre le principe selon lequel un système donné de respiration, dans ce cas les branchies, peut exprimer un large panel d'adaptations évolutives. En premier, les branchies de thons ont une surface plus de neuf fois supérieure à celle d'un poisson moyen comme la perche du Nil ou le crapet arlequin. En second, chez la perche ou le crapet, la distance entre l'eau et le sang est de 6 μm, tandis que chez le thon elle n'est que de 0,5 μm. En jouant sur ces deux variables, les thons ont des branchies qui offrent une surface plus grande et plus fine au niveau de laquelle les échanges peuvent donc se réaliser plus rapidement.

La perche et le crapet utilisent un mécanisme de pompage musculaire pour déplacer l'eau dans la bouche et le pharynx, sur les branchies puis vers l'extérieur par les ouïes. Les muscles qui entourent le pharynx et la cavité operculaire sont les moteurs de cette pompe. Au cours de leur évolution, les thons ont perdu ce mécanisme de pompage et sont devenus des ventilateurs bélier. Dans la ventilation bélier, les thons gardent la bouche ouverte en nageant et il n'y a pas de mouvements respiratoires visibles. Cela fait entrer de grandes quantités d'eau par unité de temps dans la cavité buccale et à travers les branchies, plus de dix fois le mouvement de l'eau à travers les branchies d'une perche ou d'un crapet ! De cette façon, ce sont les muscles blancs et rouges de la nage qui ont la responsabilité d'assurer le courant d'eau à travers les branchies. Les thons, dans ces conditions, n'ont plus le choix concernant le temps à passer à nager. Ils doivent nager continuellement vers l'avant ou mourir par asphyxie.

renouvelée à chaque respiration. Les oiseaux sont une exception, car le déplacement de l'air dans leurs poumons tubulaires est unidirectionnel (*voir Figure 21.11*). Ainsi, alors qu'un mammifère extrait 25 % d'oxygène de l'air à chaque inspiration, un oiseau en récupère environ 90 %.

L'évolution du poumon de vertébré est en relation avec l'évolution de la vessie natatoire. Cette dernière est un sac rempli d'air localisé dorsalement au tube digestif et présent chez beaucoup de poissons actuels. Des preuves sont en faveur d'une évolution de ces deux organes à partir d'une structure ressemblant à un poumon et présente chez les poissons primitifs, ancêtres des poissons et des tétrapodes (amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères) actuels. Ces poissons ancestraux possédaient vraisemblablement un sac ventral attaché à leur pharynx (*voir Figure 18.17*). Ce sac devait servir d'organe d'appoint lorsque l'apport branchial d'oxygène était insuffisant (par exemple dans les eaux stagnantes ou pauvres en oxygène). En nageant à la surface, les poissons ancestraux ingurgitaient de l'air dans le sac et les échanges s'effectuaient à travers leur paroi.

L'évolution de cette structure ancestrale a emprunté deux directions (*voir Figure 18.17*). Dans l'une, qui a conduit à la majorité des poissons osseux actuels, la vessie natatoire, présente, est placée dorsalement au tractus digestif. Dans l'autre, cette structure a évolué en poumons, disposés ventralement par rapport au tractus. Quelques poissons actuels ainsi que les tétrapodes ont des poumons ventraux. La complexification des structures pulmonaires a évolué parallèlement à l'augmentation de taille du corps des animaux et aux taux métaboliques plus élevés des vertébrés endothermes (oiseaux et mammifères), qui nécessitaient une surface d'échange pulmonaire plus importante comparée aux besoins des vertébrés ectothermes plus petits et à taux de métabolisme plus bas (Figure 26.17).

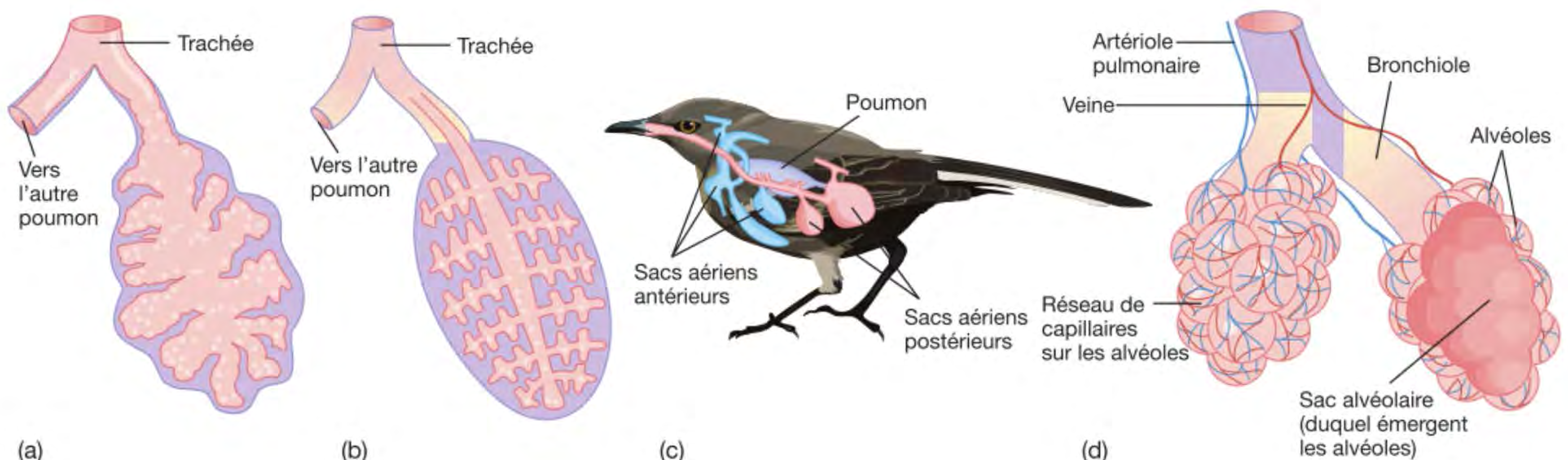



**FIGURE 26.17**

**Respiration des vertébrés.** Evolution du poumon de vertébré, montrant la surface interne croissante des (*a*) amphibiens et des (*b*) reptiles aux (*c*) oiseaux et (*d*) mammifères. Cette évolution s'est réalisée parallèlement à l'augmentation de la taille du corps et l'évolution vers des taux de métabolisme plus élevés.

## Ventilation pulmonaire

La ventilation repose sur plusieurs principes physiologiques qui s'appliquent à tous les animaux à respiration aérienne pourvus de poumons :

1. Des masses d'air de volumes donnés entrent et sortent des poumons selon un processus appelé ventilation.
2. Le dioxyde de carbone diffuse à travers la surface respiratoire du tissu pulmonaire à partir des capillaires pulmonaires et le dioxygène diffuse des alvéoles dans les capillaires pulmonaires.
3. Au niveau des capillaires systémiques, l'oxygène et le dioxyde de carbone diffusent entre le sang et le fluide interstitiel en fonction des gradients de concentration.
4. L'oxygène et le dioxyde de carbone diffusent entre le fluide interstitiel et le corps des cellules.

Les vertébrés mettent en jeu deux mécanismes différents de ventilation fondés sur les principes physiologiques précédemment énoncés. Les amphibiens et quelques reptiles utilisent un mécanisme de pompe par pression positive. Ils poussent l'air dans les poumons. La plupart des reptiles et tous les oiseaux et mammifères exploitent au contraire un système de pression négative ; ils inhalent par succion (ou dépression).

La figure 26.18 illustre le mécanisme qui se déroule chez les amphibiens. Les muscles de la bouche et du pharynx créent une pression positive qui force l'air dans les poumons (pompe bucco-pharyngée).

La plupart des reptiles (serpents, lézards, crocodiliens) élargissent la cavité corporelle par un mouvement postérieur des côtes pour ventiler les poumons. Cela crée une dépression dans les poumons et l'air est aspiré. L'élasticité des poumons et le mouvement des côtes et de la paroi du corps compriment les poumons et expulsent l'air. Les côtes des tortues sont soudées à la carapace (*voir Figure 20.5*) et de tels mouvements sont impossibles. Les tortues exhalent l'air en contractant des muscles qui déplacent les viscères vers l'avant, comprimant ainsi les poumons. Elles inhalent en contractant des muscles qui augmentent le volume de la cavité viscérale, créant une dépression (pression négative), qui aspire l'air dans les poumons.

En raison du taux de métabolisme élevé associé au vol, les oiseaux ont des besoins en oxygène supérieurs à ceux des autres vertébrés. Les oiseaux utilisent aussi un mécanisme de pression négative pour le déplacement de l'air dans les poumons. Les modalités de la ventilation, toutefois, sont originales dans le sens où le système assure un mouvement unidirectionnel de l'air le long des surfaces d'échange. Le résultat est que les poumons d'oiseaux sont plus efficaces que les poumons de mammifères (Figure 26.19). Ceci explique certainement le fait que les poumons d'oiseaux sont plus petits que les poumons des mammifères pour des tailles de corps équivalentes. Les poumons d'oiseaux sont tubulaires, constitués de passages formant des tunnels et portant le nom de parabronches qui conduisent l'air dans des capillaires aériens au niveau desquels s'effectuent les échanges gazeux. Cette disposition et le fonctionnement d'un système de sacs aériens sont à l'origine du mouvement unidirectionnel de l'air. Les sacs aériens se ramifient dans toute la cavité corporelle, ils sont collapsibles, s'ouvrent et se ferment sous l'influence de la contraction des muscles qui les entourent. L'air

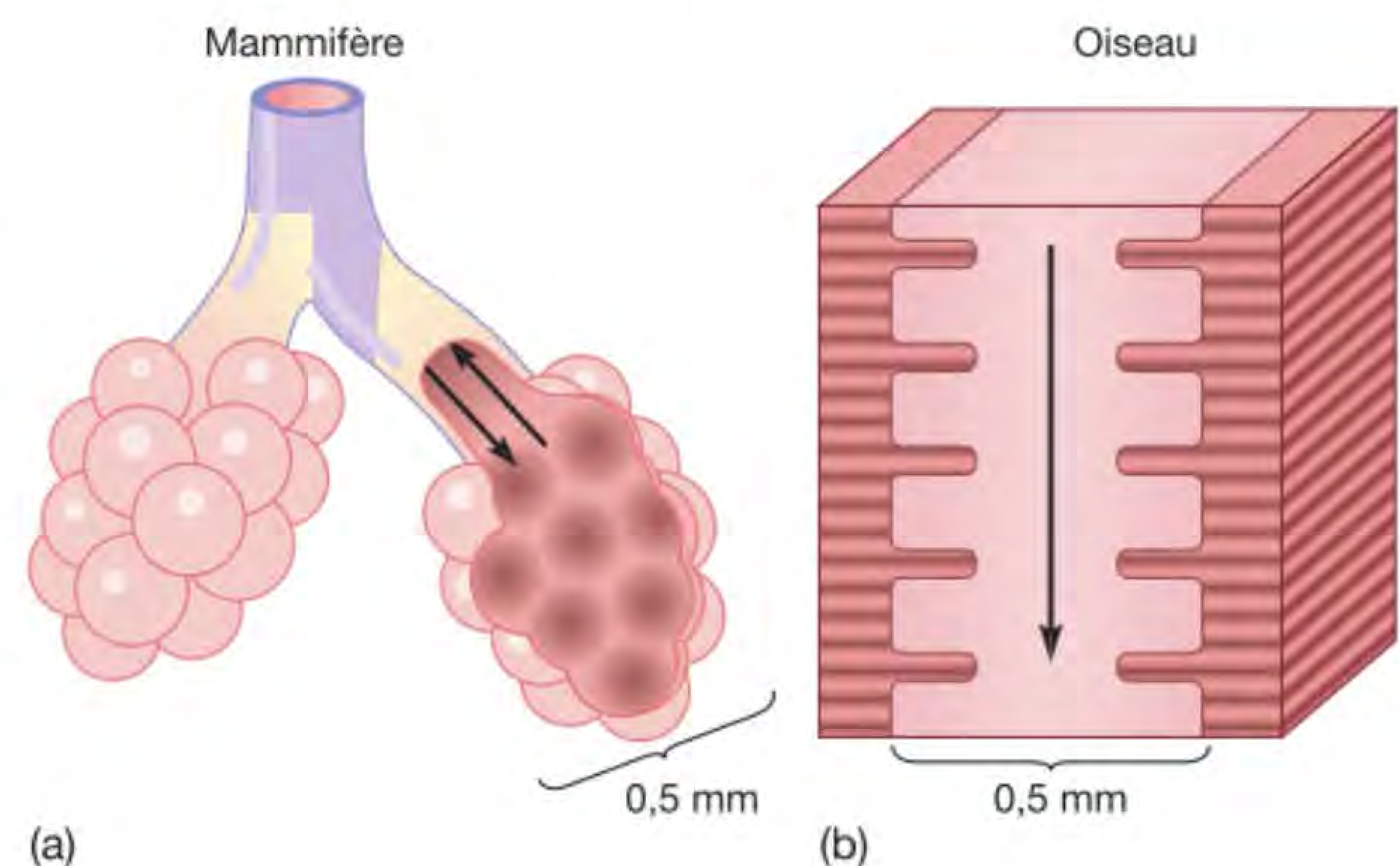



**FIGURE 26.19**

**Surfaces des échanges gazeux chez les mammifères et les oiseaux.** (*a*) Les surfaces d'échange dans le poumon de mammifère se situent au niveau des alvéoles en forme de sacs. La ventilation se fait par un mécanisme de flux et reflux (flèches) et l'air à l'intérieur des alvéoles n'est jamais complètement remplacé. (*b*) Les passages de plus petit diamètre dans le poumon de l'oiseau sont des tubes ouverts aux deux extrémités. La ventilation assure un flux unidirectionnel d'air (flèche) et le remplacement complet de l'air dans les tubes est continu.

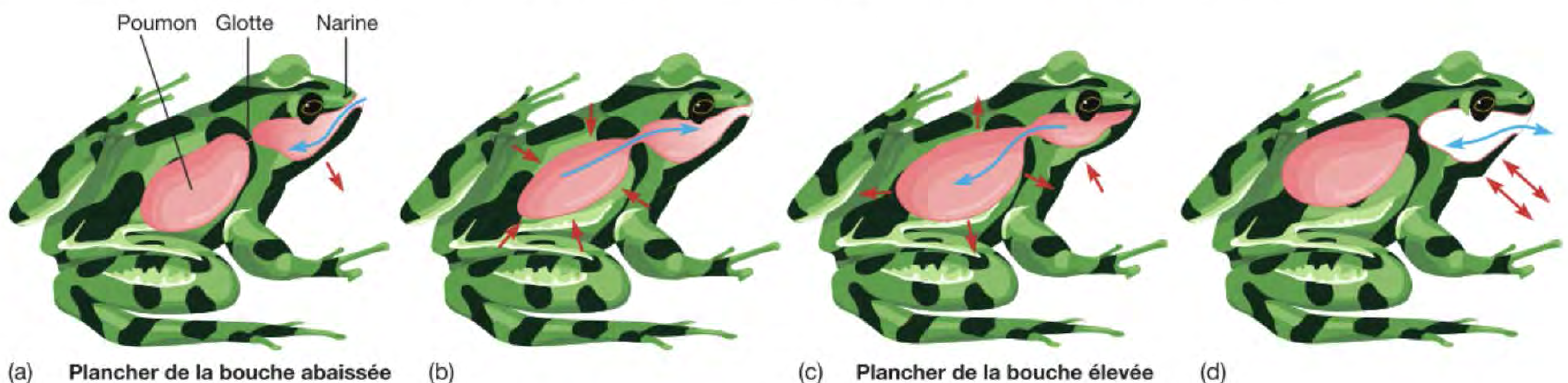



**FIGURE 26.18**

**Ventilation chez les amphibiens.** Le mécanisme de la pompe à pression positive chez une grenouille (*Rana*). Le cycle respiratoire a plusieurs étapes. (*a*) L'air est aspiré dans la bouche et le pharynx par abaissement du plancher de la bouche. Noter que la glotte est fermée. (*b*) La glotte est ensuite ouverte, de l'air s'échappe des poumons et passe au-dessus de celui qui a été précédemment prélevé. (*c*) Narine et bouche sont fortement fermées, le plancher de la bouche se surélève. La pression positive force l'air dans les poumons. (*d*) Avec la glotte ouverte, de l'air oxygéné frais peut à nouveau s'engager dans la bouche et le pharynx. Des échanges gazeux s'effectuent dans la cavité buccale (respiration buccopharyngée) et les grenouilles répètent ce mouvement de « respiration par la bouche » avant de ventiler à nouveau les poumons. Les flèches rouges indiquent le mouvement de la paroi du corps et les flèches bleues celui de l'air.



## Comment savons-nous que la tortue luth ou tortue coriace (*Dermochelys coriacea*), espèce menacée de l'Atlantique, peut plonger à une profondeur de 1 000 mètres (3 000 pieds) sous le niveau de l'eau sans que le manque d'oxygène n'entraîne de dommage tissulaire dans le cerveau et le cœur ?

Les tortues de mer coriaces (tortues luth) peuvent faire ce qu'aucun autre reptile terrestre peut faire – elles peuvent plonger à une profondeur de 1 000 mètres (3 000 pieds). Ceci est vraiment remarquable si on tient compte que les femelles de cette espèce pèsent environ 400 kg et les mâles presque deux fois plus. Avant que des expériences soient effectuées dans les années 1980, les seuls plongeurs en eaux profondes connus étaient les phoques de Weddell, les rorquals et quelques autres mammifères marins. Les tortures coriaces ne quittant l'eau que pour se reproduire et déposer les œufs, comment les scientifiques ont-ils pu rassembler des informations concernant leur physiologie ?

Durant le mois de mai, aux caraïbes, les chercheurs surveillèrent la plage et guettèrent la sortie des tortues. Quand la femelle arrive sur son nid dans le sable, ils posent un appareil sur sa tête pour collecter et mesurer plus tard les gaz du sang. Au même moment, ils prennent du sang pour des analyses ultérieures en vue de déterminer la teneur en hémoglobine, le nombre de globules rouges, les concentrations en dioxyde de carbone et en oxygène et le pH. Les muscles squelettiques, le cœur et le cerveau des tortues qui sont les proies des prédateurs ou meurent sur la plage sont immédiatement prélevés.

Les scientifiques ont estimé que la tortue coriace doit nager pendant à peu près 40 minutes pour atteindre la profondeur de 1 000 mètres – et ceci sans respirer. Comment peut-elle plonger si profond, si longtemps, et avoir encore suffisamment d'oxygène pour satisfaire le métabolisme aérobie du cerveau et du cœur ? Une des réponses est que la tortue a une très grande quantité de myoglobine (la protéine fixatrice d'oxygène) dans ces cellules musculaires et peut ainsi fixer une grande quantité d'oxygène. Comparée aux autres mammifères, cette tortue a plus de sang par unité de poids de corps et plus de globules rouges donc plus d'hémoglobine. L'hémoglobine, par ailleurs, a une très haute affinité pour fixer l'oxygène et, en conséquence, la capacité de transport de l'oxygène est la plus élevée de tous les reptiles. Pendant la plongée, l'oxygène est préférentiellement délivré au cerveau et au cœur ; ces organes restent donc en conditions aérobies et ne produisent pas d'acide lactique. Durant la plongée, l'acide lactique reste séquestré dans les muscles squelettiques et dans d'autres tissus soumis à vasoconstriction de telle sorte qu'il n'entre pas dans le système circulatoire. Le flux sanguin vers d'autres organes est également réduit, et ces tissus adoptent un métabolisme anaérobie. En plus de ces adaptations physiologiques, le corps hydrodynamique et les pattes antérieures massives en forme de nageoires font de cette espèce un reptile exceptionnellement adapté à la plongée en mer profonde sans aucun effet délétère. Ces adaptations permettent à la tortue de conserver un métabolisme aérobie sans avoir à remonter pour prendre de l'air.

inhalé court-circuite les poumons et pénètre dans les sacs aériens abdominaux postérieurs. Il passe ensuite à travers les poumons et gagne les sacs aériens antérieurs. Il est finalement exhalé par contraction de ces derniers. Le processus complet se déroule sur deux cycles (Figure 26.20).

### Synthèse de la section 26.8

La respiration bimodale est la capacité d'un organisme d'échanger les gaz respiratoires simultanément avec l'air et l'eau. Les animaux qui utilisent le plus efficacement le tégument comme surface d'échanges sont les grenouilles, les crapauds, les salamandres sans poumons et les tritons. Les branchies sont des structures très subdivisées qui offrent une grande surface pour les échanges gazeux par diffusion. Les poumons sont adaptés à la respiration aérienne, car ils offrent une grande surface d'échanges en minimisant les pertes d'eau par évaporation. Le système respiratoire des oiseaux est un système de flux d'air unidirectionnel et de flux sanguin à cross-courant dans les poumons. La plupart des amphibiens aquatiques forcent l'air dans leurs poumons (pression positive) tandis que la plupart des reptiles terrestres, les oiseaux et les mammifères aspirent l'air dans les poumons en élargissant la cavité thoracique (dépression, pression négative).

***Quelle pression de sélection environnementale a dû jouer un rôle dans l'évolution des poumons hautement efficaces des oiseaux ?***

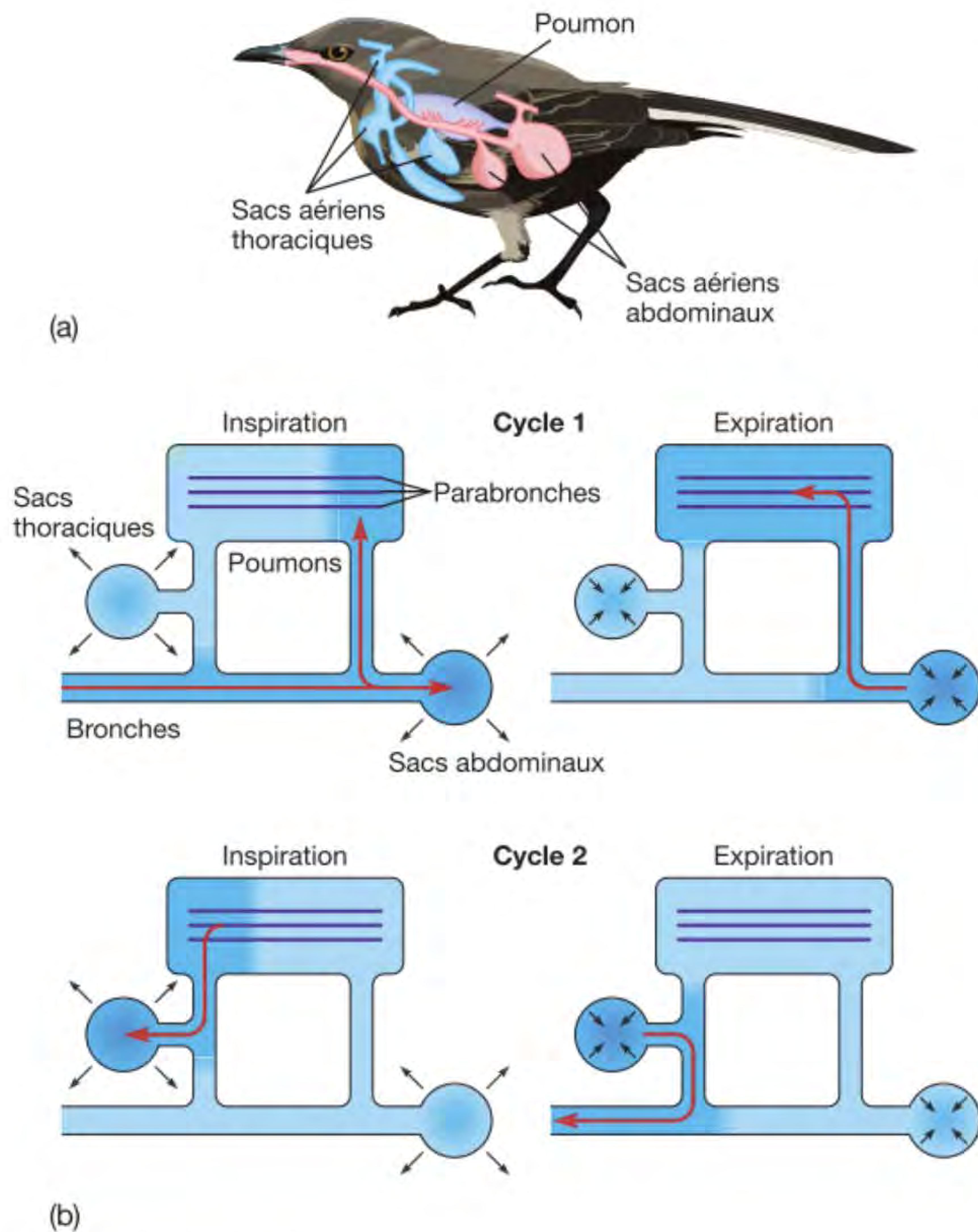



**FIGURE 26.20**

**Mécanisme d'échange de gaz chez les oiseaux.** (*a*) Les oiseaux ont de nombreux sacs aériens de grande taille. Certains (sacs abdominaux) sont postérieurs, d'autres (sacs thoraciques) antérieurs à la paire de petits poumons. La bronche principale (voie de passage de l'air) qui court dans chaque poumon a des connections avec les sacs aériens et les poumons. En (*b*) les sacs abdominal et thoracique sont représentés comme des unités fonctionnelles simples pour clarifier leurs relations avec le poumon et la bronche principale. (*b*) Flux d'air à travers le système respiratoire de l'oiseau. La portion bleu foncé dans chaque diagramme représente le volume d'une seule inspiration et la distingue ainsi de l'air restant dans le système. Deux cycles respiratoires complets sont nécessaires pour déplacer le volume d'air capturé par une seule inspiration à l'intérieur du système et le rejeter. Ce système assure un flux unidirectionnel d'air au contact des surfaces d'échange des poumons. Les flèches noires montrent les phases d'expansion et de contraction des sacs aériens. Les flèches rouges indiquent le mouvement de l'air.

# 26.9 Système respiratoire humain

## Compétences à acquérir

1. Faire la relation entre les mécanismes des échanges gazeux et les structures du système respiratoire humain.
2. Faire la différence entre le mécanisme de l'inhalation (inspiration) et le mécanisme de l'expiration.
3. Comparer et faire la différence entre les quatre pigments respiratoires communs trouvés chez les animaux.

La structure et le fonctionnement de la respiration externe chez les êtres humains sont typiques des mammifères. C'est pourquoi le système respiratoire humain est-il pris ici comme exemple pour illustrer les principes de la respiration chez les mammifères.

## Portion conductrice de l'air

La Figure 26.21 montre les différents organes du système respiratoire humain. L'air entre et quitte normalement le système par les cavités nasale ou orale. De ces cavités, l'air progresse vers le pharynx, voie commune aux tractus respiratoire et digestif. Le pharynx est en connexion avec le larynx (boîte vocale) et avec l'œsophage qui conduit à l'estomac. L'épiglotte est un clapet de cartilage qui autorise l'accès de l'air à la trachée durant la respiration. Il ferme la trachée durant la déglutition pour éviter l'entrée de nourriture ou d'eau.

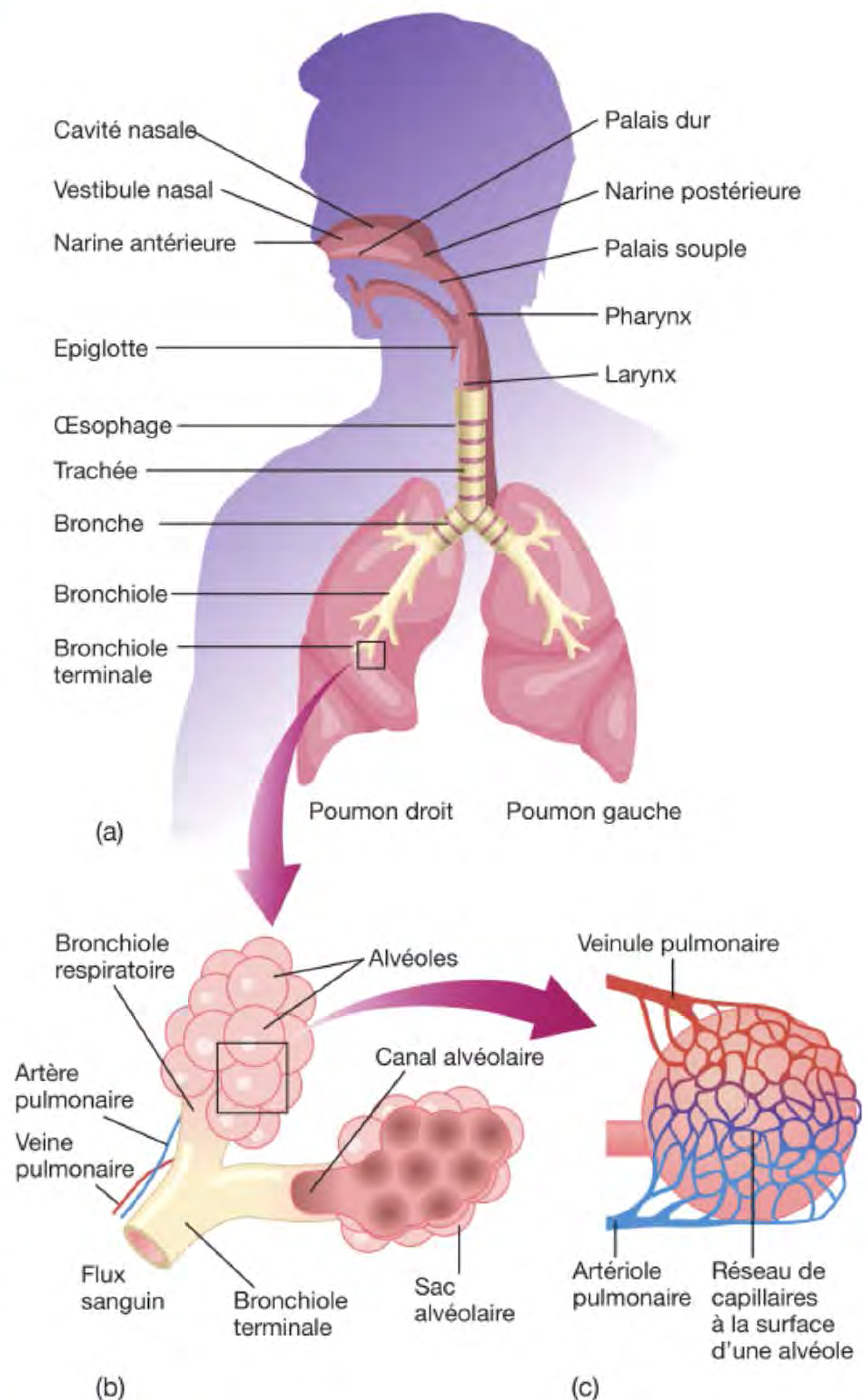



**FIGURE 26.21**

**Organes du système respiratoire humain.** (*a*) Organisation fondamentale du système respiratoire. (*b, c*) Les tubes respiratoires se terminent dans de minuscules alvéoles entourées, chacune, d'un réseau étendu de capillaires.

Durant l'inhalation, l'air passe dans la trachée qui se divise en bronches droite et gauche. Une fois dans les poumons, chaque bronche se ramifie en tubes de diamètre de plus en plus petit, les bronchioles, puis les bronchioles terminales et, finalement, les bronchioles respiratoires qui représentent une partie de la portion échangeuse de gaz du système respiratoire.

## Portion échangeuse de gaz

Des tubes courts appelés conduits alvéolaires connectent les bronchioles respiratoires à des ensembles de poches disposées en grappe et appelées **alvéoles** (L. *alveus*, creux (Figure 26.21*b*). Les groupes d'alvéoles délimitent un sac alvéolaire. De nombreux capillaires sont autour des alvéoles (Figure 26.21*c*). Les alvéoles sont les unités fonctionnelles des poumons (portion échangeuse de gaz). Par diffusion, entraîné par un gradient de pression partielle, l'oxygène est transféré de l'alvéole au sang et le dioxyde de carbone du sang à l'alvéole (Figure 26.22). L'ensemble des alvéoles constitue une grande surface d'échange. L'épithélium alvéolaire d'un homme, isolé des poumons et étendu en une couche simple de cellules, couvrirait la surface d'un court de tennis.

## Ventilation

La respiration ou la ventilation pulmonaire se déroule en deux phases : (1) inspiration (inhalation) ou prise de l'air ; et (2) expiration (exhalation), expulsion de l'air. Ces mouvements de l'air ont pour origine des variations cycliques du volume de la cage thoracique, augmentation et diminution. Ces variations de volume inversent les gradients de pression entre les poumons et l'atmosphère et les gaz, dans le système respiratoire, suivent ces gradients. L'inhalation se déroule comme suit (Figure 26.23) :

1. Plusieurs jeux de muscles, dont le diaphragme et les muscles intercostaux externes se contractent. Les muscles intercostaux s'étendent d'une côte à une autre et, quand ils se contractent, les rapprochent les unes des autres, provoquant un mouvement de la cage thoracique vers le haut et vers l'extérieur. Cela augmente le volume de la cavité thoracique.
2. La cage thoracique s'élargit encore plus lorsque le diaphragme se contracte et s'aplatit.
3. L'augmentation du volume de la cage thoracique provoque une chute de la pression qui devient inférieure à la pression atmosphérique. L'air s'engouffre dans les poumons qui se dilatent. (N. d. T. L'inspiration est un phénomène actif).

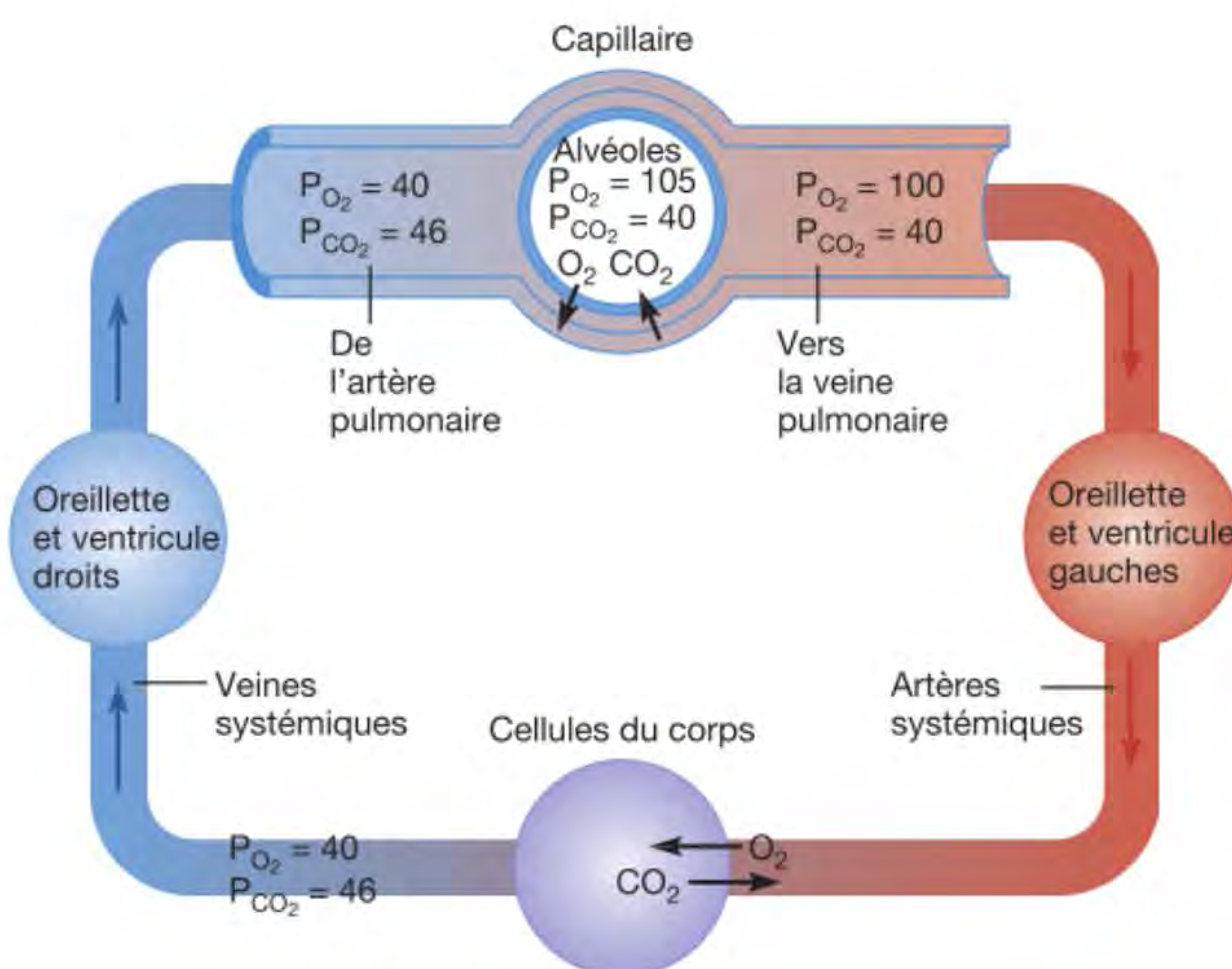



**FIGURE 26.22**

**Echanges gazeux entre les poumons et les tissus.** Les gaz diffusent en fonction des différences de pression (P) partielle, comme l'indiquent les valeurs portées et les flèches.

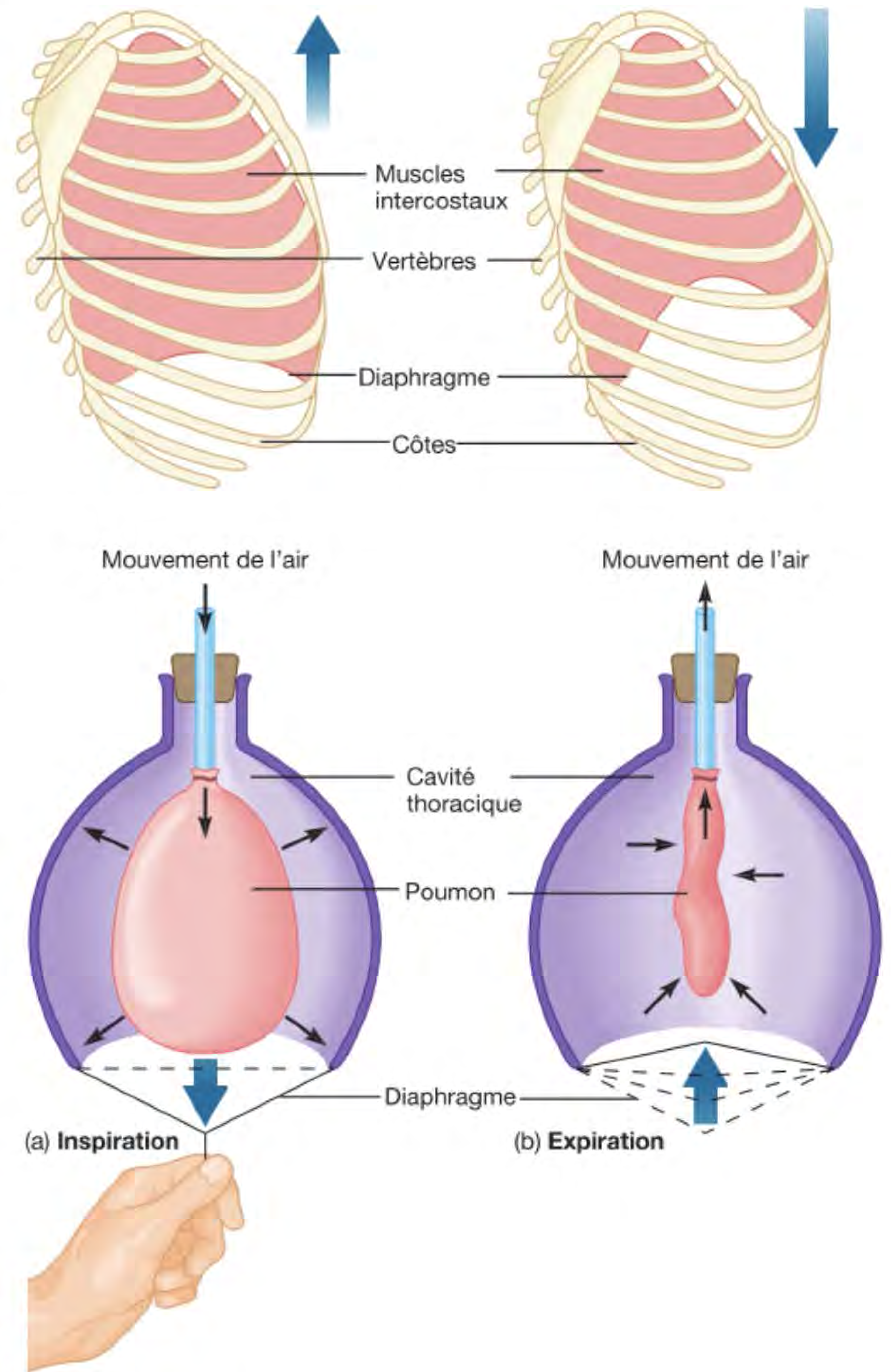



**FIGURE 26.23**

**Ventilation des poumons humains comme exemple de respiration chez les mammifères.** (*a*) Durant l'inspiration (inhalation), les contractions des muscles soulèvent les côtes vers le haut et l'avant (flèches du diagramme supérieur) et baissent le diaphragme. Ces mouvements augmentent le volume de la cavité thoracique et fait chuter la pression autour des poumons. La pression négative créée aspire l'air dans les poumons. (*b*) Expiration (exhalation) est consécutive à la relaxation des muscles de la cage et du diaphragme ; la pression qui augmente force l'air à quitter les poumons. Les flèches indiquent la direction des variations de pression dans la cavité thoracique (diagrammes inférieurs) durant l'inspiration et l'expiration.

Durant une expiration normale (expiration non forcée N. d. T.), l'expulsion de l'air se déroule ainsi :

1. Les muscles intercostaux externes et le diaphragme se relâchent, la cavité thoracique retrouve sa position, son volume et sa pression d'origine.
2. L'élasticité des poumons entraîne leur rétrécissement et la compression de l'air présent dans les alvéoles. La pression alvéolaire devient alors supérieure à la pression atmosphérique, d'où l'expulsion de l'air. (N. d. T. L'expiration normale, c'est-à-dire non forcée est un phénomène passif).

## Transport des gaz

L'oxygène doit être transporté des surfaces d'échange respiratoires vers les cellules du corps de l'animal. Des systèmes variés (trachée, échange cutané, branchies, poumons) participent à l'accomplissement de ce transport.

Avec l'augmentation de taille et l'acquisition de taux métaboliques plus élevés, la simple diffusion devint rapidement un mécanisme inapproprié de délivrance de l'oxygène aux tissus. En conséquence, chez la plupart des animaux qui ont ce type de métabolisme et dont les tissus se situent à plus de quelques millimètres des surfaces d'échange, un système circulatoire spécialisé assure la distribution interne de l'oxygène (*voir Figure 26.1*). D'une façon générale, les animaux les plus actifs ont une demande en oxygène plus élevée. Toutefois, la simple convection d'un liquide riche en eau ne garantit pas à elle seule le transport de la quantité d'oxygène suffisante pour répondre à la demande. La raison en est que l'oxygène est peu soluble dans l'eau. Des pigments respiratoires spécialisés dans la fixation réversible de grandes quantités d'oxygène ont donc évolué dans la plupart des phyla. Ils ont permis de satisfaire la demande croissante en oxygène. En plus du transport, certains pigments peuvent assurer une fonction temporaire de stockage de l'oxygène.


**Animation**
Échanges gazeux durant la respiration

Les **pigments respiratoires** sont des composés organiques qui fixent l'oxygène par l'intermédiaire d'un atome de cuivre ou de fer. Ces pigments peuvent être en solution dans le sang ou les fluides corporels, ou être concentrés dans des cellules sanguines spécifiques. En général, les pigments répondent à une forte concentration (pression partielle) d'oxygène en se combinant avec lui et à une faible pression partielle en le libérant. Les quatre pigments respiratoires les plus courants sont l'hémoglobine, l'hémocyanine, l'hémérythrine et la chlorocruorine.

L'**hémoglobine** est un pigment rouge dont le fer est le métal qui fixe l'oxygène. C'est le pigment le plus répandu parmi les animaux, trouvé chez de nombreux invertébrés (protozoaires, plathelminthes, némertiens, nématodes, annélides, crustacés, quelques insectes et mollusques) et, sauf quelques poissons, chez tous les vertébrés. Cette vaste distribution suggère que l'hémoglobine a évolué très tôt dans l'histoire de la vie animale. Ce pigment peut être transporté par les cellules rouges du sang (érythrocytes ; *voir Figure 26.4a*) ou simplement dissout dans le plasma sanguin ou dans le liquide cœlomique.

L'**hémocyanine** est le pigment respiratoire le plus commun des mollusques, de certains crustacés (et des arachnides N. d. T.). Elle contient du cuivre, prend une couleur bleue lorsqu'elle est oxygénée, et est toujours dissoute dans l'hémolymphe. Contrairement à l'hémoglobine, elle libère facilement l'oxygène et représente une source d'oxygène toute prête pour les tissus aussi longtemps que les concentrations en oxygène du milieu environnant sont relativement élevées.

L'**hémérythrine** contient du fer et est de couleur rose sous sa forme oxygénée. Elle se trouve dans les cellules nucléées, plutôt que libre dans les fluides corporels ou dans l'hémolymphe. Les sipunculiens, les priapulides, quelques brachiopodes et polychètes ont de l'hémérythrine.

La **chlorocruorine** contient aussi du fer, mais est verte en présence de faibles concentrations d'oxygène et rouge brillant en présence de concentrations élevées. La chlorocruorine est présente dans plusieurs familles de vers polychètes.

La présence des pigments respiratoires augmente donc la capacité de transport de l'oxygène des fluides corporels. De façon similaire, les concentrations de dioxyde de carbone des fluides corporels des animaux sont plus élevées que ce à quoi on pourrait s'attendre sur la seule base de sa solubilité. Cela tient à ce que, en plus d'être transporté sous une forme liée à l'hémoglobine et libre, dissoute dans le plasma, le dioxyde de carbone est également présent sous la forme d'acide carbonique ($H_2CO_3$) et d'ion bicarbonate ($HCO_3^-$) dans la série suivante de réactions réversibles :



$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

Ainsi, « immobiliser » le dioxyde de carbone sous d'autres formes diminue sa concentration sous forme solubilisée et, en conséquence, augmente la capacité générale de transport d'un fluide corporel comme le sang.

### Synthèse de la section 26.9

La portion conductrice du tractus respiratoire des mammifères comprend les cavités nasales ou orale, le pharynx, la trachée, les bronches droite et gauche, les bronchioles, les bronchioles terminales et les bronchioles respiratoires. Les gaz sont transférés des alvéoles aux capillaires pulmonaires par simple diffusion sous-tendue par des différences de pression partielle. L'inspiration (inhalation) et l'expiration (exhalation) sont déterminées par une augmentation et une diminution rythmées cycliquement du volume de la cavité thoracique. Ces variations inversent les gradients de pression entre les gaz pulmonaires et atmosphériques. L'échange des gaz entre les tissus du corps et les capillaires se réalise par diffusion entraînée par des gradients de pression partielle. Les quatre pigments respiratoires les plus répandus chez les animaux sont l'hémoglobine, l'hémocyanine, l'hémérythrine et la chlorocruorine.

***Quelles sont les différences dans les voies selon lesquelles l'oxygène et le dioxyde de carbone sont transportés dans le sang d'un mammifère ?***

# 26.10 Évolution des pigments respiratoires

### Compétence à acquérir

1. Expliquer la distribution sporadique des pigments respiratoires chez les animaux.

Dans le cadre d'une perspective évolutive, la répartition des pigments respiratoires dans les différents taxa n'a pas d'explication phylogénétique. Leur distribution sporadique suggère que certains pigments ont dû apparaître plus d'une fois par un processus d'évolution parallèle. De façon intéressante, les pigments respiratoires sont

rares chez les insectes. L'absence générale de pigments respiratoires chez la plupart des insectes est la conséquence du fait que les insectes n'utilisent pas un milieu liquide pour transporter les gaz, mais un système de trachées ramifiées qui les conduisent directement aux tissus (*voir Figure 26.12*). Chez les insectes où le système trachéen est peu développé, l'oxygène est transporté en solution dans l'hémolymphe.

### Synthèse de la section 26.10

Il n'y a pas d'explication pour interpréter l'évolution des différents pigments respiratoires. Ils ont dû apparaître plusieurs fois par un processus d'évolution parallèle.

***Pourquoi les pigments respiratoires sont-ils rares chez les insectes ?***

## Résumé

**26.1 Transport interne et systèmes circulatoires**

Tout système de fluide circulant qui réduit la distance fonctionnelle de diffusion que les nutriments, les déchets et les gaz doivent traverser est un système de transport interne ou système circulatoire.

**26.2 Systèmes de transport des invertébrés**

Les deux types fondamentaux de systèmes circulatoires sont les systèmes ouvert et fermé. Le liquide circulant des premiers est l'hémolymphe, celui des seconds est le sang.

**26.3 Systèmes de transport des vertébrés**

Le système circulatoire des vertébrés est un système clos. Le sang, canalisé dans des vaisseaux, transporte les gaz, les nutriments et les déchets.

Le sang est un type de tissu conjonctif comprenant des cellules sanguines (cellules rouges et cellules blanches), du plasma et des plaquettes.

**26.4 Les cœurs et les systèmes circulatoires des poissons osseux, des amphibiens et des reptiles**

Le cœur et les vaisseaux sanguins subissent de grandes modifications en relation avec la sortie des eaux et l'évolution vers l'endothermie (*voir Figure 26.6*).

**26.5 Les cœurs et les systèmes circulatoires des oiseaux, des crocodiliens et des mammifères**

La séparation physiologique du sang dans les ventricules gauche et droit est presque complète mais la séparation anatomique complète des ventricules n'est accomplie que chez les crocodiliens, les oiseaux et les mammifères.

Le trajet du sang, pompé par le cœur, parcourt les vaisseaux dans l'ordre suivant : artères, artérioles, capillaires, veinules, veines et retour au cœur.

Le cœur se contracte (systole) et se relâche (diastole) de façon cyclique. La phase de contraction systolique génère la pression sanguine qui propulse le sang dans le système clos des vaisseaux.

**26.6 Le système lymphatique est un système ouvert, à une voie**

Le système lymphatique est un système unidirectionnel de vaisseaux qui ramène fluides et protéines dans le système circulatoire.

**26.7 Échange de gaz**

Les animaux aérobies ont un besoin permanent d'oxygène. Le processus de capture de l'oxygène et d'élimination du dioxyde de carbone est appelé respiration externe.

L'échange d'oxygène et de dioxyde de carbone s'effectue à travers des surfaces respiratoires. Ces surfaces sont représentées par les branchies, la peau et les poumons.

**26.8 Systèmes respiratoires des vertébrés**

La portion conductrice du système respiratoire des vertébrés à respiration aérienne déplace l'air à l'intérieur (inspiration ou inhalation) et à l'extérieur (expiration ou exhalation) du système. Le processus à l'origine de ce mouvement de l'air est la ventilation.

**26.9 Système respiratoire humain**

Les modalités de la respiration externe des êtres humains sont caractéristiques des mammifères.

Oxygène et dioxyde de carbone diffusent selon les gradients de concentrations ou de pressions, des régions de concentration élevée à celles de concentration moindre.

Une fois dans le sang, l'oxygène diffuse dans les globules rouges et se lie à l'hémoglobine pour être transporté vers les tissus. Le dioxyde de carbone est transporté sous forme liée à l'hémoglobine ainsi que sous la forme d'ion bicarbonate et d'acide carbonique.

Les pigments respiratoires sont des composés organiques qui lient l'oxygène soit à du cuivre soit à du fer. Les quatre principaux pigments respiratoires sont : l'hémoglobine, l'hémocyanine, l'hémérythrine et la chlorocruorine.

**26.10 Évolution des pigments respiratoires**

Dans une perspective évolutive, la répartition des différents pigments respiratoires dans les taxa n'a pas d'explication phylogénétique.

## Questions de révision sur les concepts

1. Lequel, dans la liste qui suit, NE DEVRAIT PAS avoir de système circulatoire ouvert ?
   a. Sauterelle
   b. Bivalve
   c. Oiseau
   d. Ver de terre
   e. Les deux c et d ont des systèmes circulatoires fermés.
2. Lequel, parmi les animaux suivants, a un système circulatoire clos ?
   a. Insecte
   b. Homme
   c. Araignée
   d. Escargot
   e. Clam

3. Le circuit pulmonaire
   a. inclut la veine porte-hépatique.
   b. conduit aux, traverse, provient des, poumons.
   c. amène le sang riche en oxygène aux poumons.
   d. inclut les artères coronaires.
   e. inclut tout ce qui précède (a-d).
4. Laquelle de ces affirmations est FAUSSE ?
   a. La pression sanguine est plus forte chez les êtres humains que chez le poisson.
   b. La pression sanguine est plus basse dans les lits de capillaires que dans les vaisseaux sanguins majeurs.
   c. Les êtres humains ont un lit capillaire majeur tandis que les poissons en ont deux.
   d. Le sang circule plus vite à travers un homme qu'à travers un poisson.
   e. Le poisson a seulement une pompe cardiaque alors que les êtres humains ont un cœur divisé en deux pompes.
5. Le sang riche en oxygène est de quelle couleur chez l'homme ?
   a. Jaune
   b. Rose
   c. Rouge vif
   d. Bleu
   e. Pourpre

## Questions d'analyse et de d'application

1. Beaucoup d'invertébrés utilisent la cavité corporelle comme système circulatoire. Chez les êtres humains, cette cavité n'a aucun rôle dans la circulation. Pourquoi ?
2. Décrivez les fonctions homéostatiques du système circulatoire de vertébré. Quelles fonctions sont maintenues à une relative stabilité ?
3. La surface respiratoire d'un animal est habituellement directement en relation avec le poids de son corps. Que cela vous apprend-il sur le mécanisme des échanges gazeux ?
4. Comment les phoques, baleines et tortues de mer peuvent-ils rester sous l'eau pendant de longues périodes ?
5. En relation avec la respiration, pourquoi les arthropodes furent-ils capables d'envahir les environnements terrestres ?



# 27
# Nutrition et digestion

La **nutrition** inclut tous les processus par lesquels un animal capture, digère, absorbe, stocke et utilise la nourriture (aliments) pour satisfaire ses besoins métaboliques. La **digestion** (L. *digestio*, de + *dis*, à part + *gere*, transporter) est la cassure chimique et/ou mécanique de la nourriture en particules que chacune des cellules d'un animal peut absorber. Ce chapitre traite de la nutrition animale, des différentes stratégies que les animaux exploitent pour consommer et utiliser la nourriture, et des systèmes digestifs variés des uns et des autres.

## Plan du chapitre



## 27.1 Évolution de la nutrition

### Compétences à acquérir

1. Caractériser les différents types de nutrition trouvés chez les animaux.
2. Expliquer pourquoi la perte des capacités biosynthétiques peut être bénéfique pour un animal.

Les aliments dans la nourriture qu'un animal consomme apportent les composés chimiques nécessaires pour la croissance, la maintenance et la production d'énergie. D'une façon générale, les besoins nutritionnels d'un animal sont à l'inverse de sa capacité à synthétiser des molécules essentielles à la vie. Plus faible est cette capacité, plus grande est la dépendance de l'animal vis-à-vis de l'apport extérieur. Les plantes vertes et les protistes photosynthétiques ont peu de besoins, car ils peuvent synthétiser toutes les molécules complexes à partir de molécules inorganiques simples ; ils sont **autotrophes** (Gr. *auto*, soi + *trophe*, nutritif). Les animaux, les champignons et les bactéries, qui ne peuvent pas synthétiser beaucoup de leurs molécules organiques et doivent pour les obtenir consommer d'autres organismes ou leurs produits sont dits **hétérotrophes** (Gr. *heteros*, autre ou différent + *trophe*, nutritif). Les animaux comme les lapins et le bétail qui se nourrissent exclusivement de matériel végétal sont **herbivores** (L. *herba*, plante + *vorare*, manger). Les **carnivores** (L. *caro*, viande), comme les faucons et les araignées, ne mangent que de la viande. Les **omnivores** (L. *omnius*, tout), comme les hommes, les ours, les ratons laveurs et les porcs, mangent à la fois des plantes et de la matière animale. Les **insectivores**, comme les chauves-souris, se nourrissent principalement d'arthropodes.

La perte des capacités biosynthétiques a beaucoup marqué l'évolution animale. Une fois que le régime d'un animal lui fournit les molécules organiques complexes essentielles nécessaires, il peut se permettre de perdre la capacité à les synthétiser. Par ailleurs, cette perte confère un avantage sélectif en limitant les dépenses d'énergie et de ressources qu'entraînent les synthèses. Ainsi, en même temps que les régimes des animaux se diversifièrent, ces derniers perdirent la possibilité de synthétiser des molécules largement disponibles, comme certains acides aminés par exemple.

### Synthèse section 27.1

Les autotrophes synthétisent leurs molécules complexes à partir de molécules simples ; les hétérotrophes sont, notamment, les animaux. Parmi eux, les herbivores

se nourrissent exclusivement de matériel végétal ; les carnivores mangent uniquement de la viande donc se nourrissent aux dépens d'autres animaux ; les omnivores ont une alimentation d'origine mixte, végétale et animale et les insectivores ont un régime à base d'arthropodes. Une fois que l'animal trouve dans sa nourriture les molécules organiques nécessaires, il perd la capacité de les synthétiser, ce qui limite les dépenses énergétiques. C'est un avantage évolutif.

***Nommez cinq animaux qui peuvent être classés parmi les omnivores.***

# 27.2 Les destins métaboliques des aliments chez les hétérotrophes

## Compétences à acquérir

1. Expliquer pourquoi la Calorie est si importante dans la nutrition humaine.
2. Justifier l'affirmation selon laquelle « un mammifère doit avoir des microaliments dans son régime ».

Les aliments qu'un hétérotrophe ingère peuvent être divisés en macroaliments et microaliments. Les **macroaliments** sont nécessaires en grandes quantités et comprennent les hydrates de carbone (glucides), les lipides et les protéines. Les **microaliments**, indispensables en faibles quantités, sont représentés par les vitamines et les sels minéraux. Ces aliments représentent donc les besoins à la fois qualitatifs et quantitatifs que les régimes doivent satisfaire. En plus de ces aliments, les animaux ont besoin d'eau.

## Calories et énergie

La valeur énergétique de la nourriture est évaluée en calories ou Calories. Une **calorie** (L. *calor*, chaleur) est la quantité d'énergie requise pour élever de 1 °C la température de 1 g d'eau. Une calorie, écrite avec un petit c, est une petite calorie encore appelée calorie gramme. Une **kilocalorie**, écrite avec un C, est une grande calorie encore appelée kilogramme calorie (Kcal) et vaut 1 000 calories. Dans le langage courant, on parle de calories, mais il s'agit, en réalité, de kilocalories. Si une publicité mentionne qu'un aliment contient 500 calories, il faut comprendre 500 000 calories, 500 Calories ou 500 Kcal.

## Macroaliments

Mises à part quelques notables exceptions, les hétérotrophes ont besoin que leurs régimes apportent des molécules organiques appelées macroaliments, comme les glucides, les lipides et les protéines. Les enzymes fragmentent ces molécules en composés simples qui peuvent être utilisés pour la production d'énergie ou comme sources de matériaux pour la construction des structures vitales.

### *Hydrates de carbone : Carbone et énergie des sucres et des amidons*

La source majoritaire d'énergie des hétérotrophes est représentée par les hydrates de carbone complexes (Figure 27.1*a*). La plupart d'entre eux proviennent des plantes. Des polysaccharides variés, des disaccharides ou n'importe quelle variété de sucres simples (monosaccharides) peuvent satisfaire les besoins. Les hydrates de carbone sont aussi une source majeure de carbone susceptible d'être incorporée dans des composés organiques importants. Beaucoup de plantes fournissent aussi de la cellulose, un polysaccharide que les humains et d'autres animaux (à l'exception des herbivores) ne peuvent pas digérer. La cellulose est parfois appelée fibre diététique ou fibre alimentaire. Elle aide à la progression de la nourriture dans le canal alimentaire des mammifères. Elle pourrait aussi réduire le risque de cancer du colon, parce que les composés mutagéniques qui se forment durant le stockage des fèces sont réduits si l'élimination fécale est plus fréquente.

### *Lipides : aliments de stockage de l'énergie*

Les lipides neutres ou triacylglycérols sont contenus dans les graisses et les huiles, la viande et les produits laitiers, les noix et quelques fruits et végétaux comme les avocats (Fig. 27*b*). Les lipides constituent la source alimentaire la plus concentrée en énergie. Ils produisent à peu près 9 calories (kcal) d'énergie utilisable par gramme soit plus de deux fois l'énergie disponible à partir d'une masse équivalente de glucides ou de protéines (Tableau 27.1).

Beaucoup d'hétérotrophes ont un besoin diététique absolu de lipides, parfois de nature spécifique comme, par exemple, les acides gras insaturés (acide linoléique, acide linolénique et acide arachidonique). Ces acides gras sont des précurseurs pour la synthèse des stérols dont le plus commun est le cholestérol, qui est incorporé dans la membrane des cellules. Les stérols interviennent aussi dans la synthèse des hormones stéroïdes. D'autres lipides isolent le corps de certains vertébrés et participent donc au maintien d'une température constante.

### *Protéines : à la base de la structure et de la fonction des cellules*

Les sources animales de protéines comprennent les autres animaux et le lait. Les sources végétales sont les fèves, les pois et les noix. Les protéines sont nécessaires pour les acides aminés qu'elles renferment, à partir desquels les hétérotrophes construisent leurs propres protéines (Figure 27.1*c*).

## Microaliments

Ce sont de petits ions, les vitamines, des minéraux et des molécules qui participent aux réactions enzymatiques ou qui font partie de certaines protéines (le cuivre dans l'hémocyanine ou le fer dans l'hémoglobine par exemple). Ils sont nécessaires à petites doses, mais les animaux sont incapables de les synthétiser rapidement et ils doivent donc être fournis par la nourriture, le régime.

### *Minéraux*

Certains sont nécessaires en grandes quantités et sont appelés **minéraux essentiels** ou **macrominéraux**. Tels sont le sodium et le potassium, vitaux pour le fonctionnement des nerfs et muscles du corps de l'animal. Les animaux perdent quotidiennement de grandes quantités de sodium dans l'urine. Ils en perdent également dans la sueur pour réguler la température du corps. Un apport journalier de calcium est nécessaire pour l'activité musculaire ainsi que de phosphore, pour la formation des os. Le Tableau 27.2 dresse la liste des fonctions auxquelles participent les minéraux essentiels principaux.

# APERÇUS ÉVOLUTIFS

## La physiologie digestive évolue en parallèle avec le régime

Comme mentionné tout au long de ce chapitre, des animaux apparentés diffèrent souvent dans leur physiologie digestive en fonction des types de nourriture qu'ils consomment couramment. C'est une preuve que la physiologie digestive évolue parallèlement au régime d'un animal. Deux, parmi de nombreux exemples, sont maintenant présentés.

Le sucrose (sucre de table) est un glucide disaccharide composé de glucose et de fructose. Les animaux qui consomment du sucrose produisent la sucrase, enzyme qui clive le disaccharide en ses deux sous-unités monosaccharidiques. Le glucose et le fructose sont ensuite absorbés au niveau de l'intestin, entrent dans la circulation sanguine pour être distribués à toutes les cellules du corps. Bien que le sucrose soit commun dans le régime des êtres humains, il ne l'est pas naturellement. Certains nectars de fleurs, toutefois, sont très riches en sucrose. Les espèces d'insectes, d'oiseaux et de chauves-souris qui s'en nourrissent, comme les humains, synthétisent de grandes quantités de sucrase. Les autres espèces qui ne se nourrissent pas de ce type de nectar, n'en produisent que très peu. Un autre disaccharide, le tréhalose, est également limité dans la nature. Il n'est trouvé que dans l'hémolymphe des insectes et chez quelques champignons. Les espèces mammaliennes qui, comme les humains, ne consomment pas des insectes et beaucoup de champignons, ont peu de tréhalase, l'enzyme qui assure la digestion du tréhalose. Par contre, les mammifères insectivores, comme certaines chauves-souris et les rongeurs qui mangent des champignons, ont une certaine quantité de tréhalase dans leur système digestif.

Dans le duodénum des mammifères, la concentration des transporteurs du glucose, qui font transiter ce sucre de la lumière du tube digestif au sang est directement corrélée à la quantité de glucose présente dans le régime. L'amidon des plantes (un polysaccharide), consommé par un mammifère, est digéré en disaccharides puis en glucose. La plupart des herbivores, des poissons aux mammifères, ont un nombre très élevé de transporteurs de glucose, comparé aux carnivores qui mangent principalement de la viande. Ces différences entre espèces résultent en partie d'acclimatations à différents régimes et peuvent, éventuellement, être à l'origine de différences génétiques ; la physiologie digestive évolue donc bien en parallèle avec le régime.

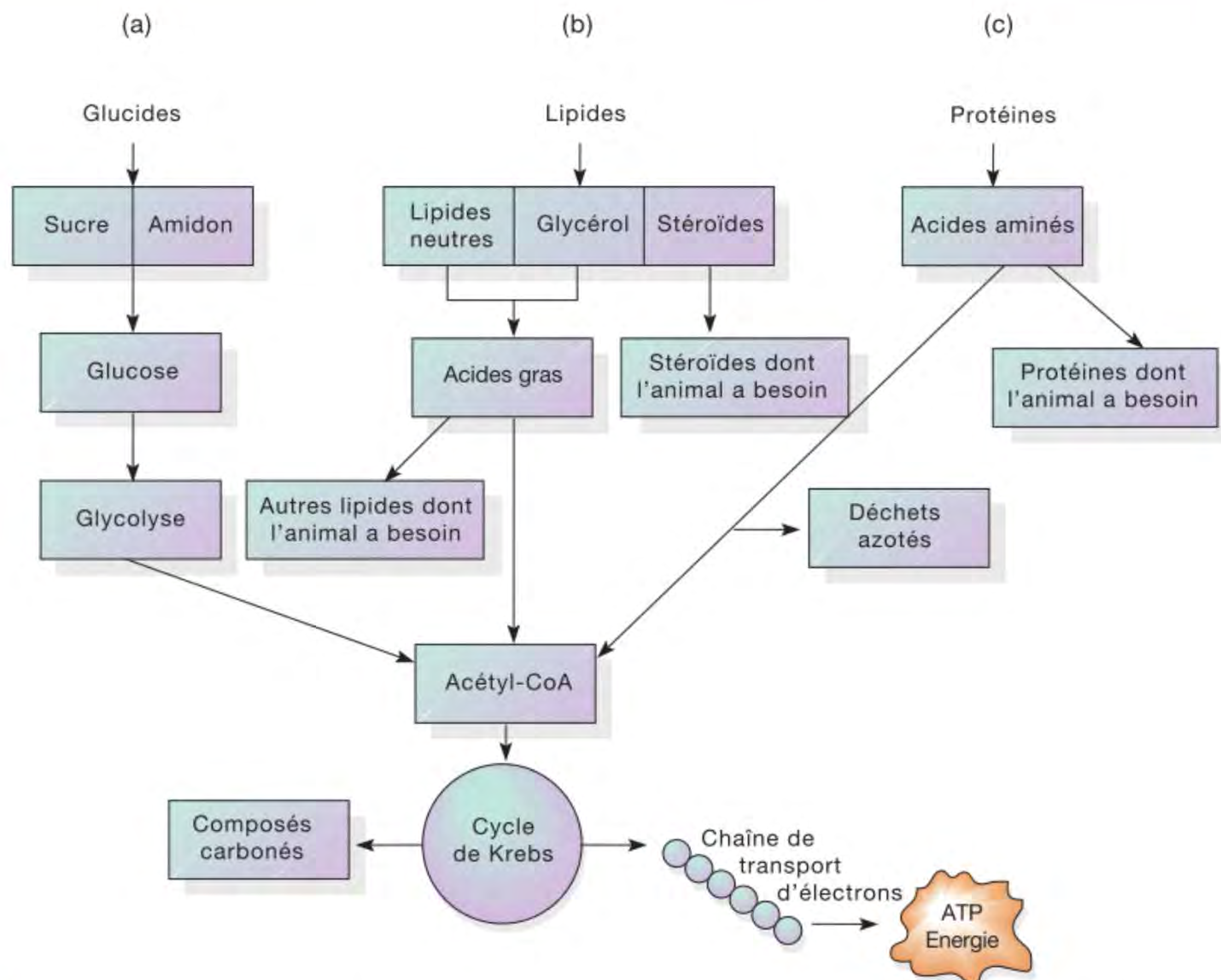



**FIGURE 27.1**

**Macroaliments du régime.** (a) Les aliments glucidiques, sucre et amidon, sont ultimement convertis en glucose. Les cellules utilisent ce sucre pour former de nouveaux composés ou le dégradent au cours de la glycolyse et la respiration aérobie pour produire de l'énergie sous forme d'ATP. (*b*) Les lipides (graisses et huiles) du régime sont cassés en acides gras, glycérol et stéroïdes. Ces molécules peuvent être modifiées et incorporées dans les lipides ou les stéroïdes dont l'animal a besoin pour être mis en réserve ou pour synthétiser des hormones ou être converties en acétyl-CoA , entrer dans le cycle de Krebs et alimenter indirectement les chaînes respiratoires de transport d'électrons qui produisent l'énergie sous forme d'ATP. (*c*) Les protéines sont digérées en acides aminés, qui peuvent être incorporés dans de nouvelles protéines ou, après modification, être entraînés dans le cycle de Krebs et produire, via les chaînes de transport des électrons, l'énergie sous forme d'ATP.

**TABLEAU 27.1**
**Les valeurs calorifiques moyennes des macroaliments**

| MACROALIMENT | CALORIES PAR GRAMME |
|---|---|
| Glucides | 4,1 |
| Lipides | 9,3 |
| Protéines | 4,4 |

**TABLEAU 27.2**
**Rôles physiologiques des minéraux essentiels (macrominéraux) dont les animaux ont besoin en grandes quantités**

| MINERAUX | ROLES PHYSIOLOGIQUES MAJEURS |
|---|---|
| Calcium (Ca) | Composant des os et des dents ; essentiel pour la coagulation normale du sang ; nécessaire pour le fonctionnement normal des muscles, des neurones et des cellules en général |
| Chlore (Cl) | Principal ion négatif du liquide extracellulaire ; important dans l'équilibre acido-basique et hydrique ; nécessaire à la production d'HCl par l'estomac |
| Magnésium (Mg) | Composant de beaucoup de coenzymes ; nécessaire au fonctionnement normal des muscles et des neurones ainsi qu'au métabolisme des glucides et des protéines |
| Phosphore (P) | Constituant majeur des os et du plasma sanguin ; nécessaire au métabolisme énergétique ; fait partie de l'ADN, ARN, ATP, métabolisme énergétique |
| Potassium (K) | Ion positif majeur des cellules ; influence la contraction musculaire et l'excitabilité des neurones |
| Sodium (Na) | Principal ion positif du liquide extracellulaire ; important dans l'équilibre hydrique ; essentiel pour la conduction des potentiels d'action et dans les transports actifs |
| Sulfure (S) | Structure des protéines ; réactions de détoxification et autres activités métaboliques |

D'autres minéraux sont présents à l'état de traces ; ce sont des **microminéraux**. Les animaux en ont besoin en très petites quantités, notamment pour le déroulement de fonctions enzymatiques variées. Le Tableau 27.3 en dresse la liste.

## *Vitamines*

L'activité métabolique normale dépend de très petites quantités de plus d'une douzaine de substances organiques non apparentées, largement répandues dans la nourriture et appelées **vitamines** (L. *vita*, vie). Les unes sont solubles dans l'eau, les autres dans les lipides. La plupart des vitamines hydrosolubles, comme les vitamines B et la vitamine C, sont des coenzymes impliquées dans le déroulement de nombreuses réactions du métabolisme (Tableau 27.4). Les vitamines liposolubles assurent de nombreuses fonctions (Tableau 27.5).

**TABLEAU 27.3**
**Quelques rôles physiologiques des minéraux à l'état de traces (microminéraux) chez les animaux**

| MINERAUX | ROLES PHYSIOLOGIQUES MAJEURS |
|---|---|
| Cobalt (Co) | Composant de la vitamine $B_{12}$ ; essentiel pour la production des globules rouges |
| Cuivre (Cu) | Composant de beaucoup d'enzymes ; essentiel pour la synthèse de la mélanine et de l'hémoglobine ; élément constitutif des cytochromes |
| Fluor (F) | Composant de l'os et des dents ; prévient la chute des dents |
| Iode (I) | Composant des hormones thyroïdiennes |
| Fer (Fe) | Composant de l'hémoglobine, de la myoglobine, des enzymes et des cytochromes |
| Manganèse (Mn) | Active beaucoup d'enzymes ; comme une enzyme essentielle pour la formation de l'urée et des enzymes du cycle de Krebs |
| Molybdène (Mo) | Constituant de plusieurs enzymes |
| Selenium (Se) | Nécessaire pour le métabolisme des lipides |
| Zinc (Zn) | Composant d'au moins 70 enzymes ; nécessaire pour la cicatrisation des plaies et la fécondation |

Les besoins en vitamine C et en vitamines liposolubles (A, D, E et K) sont, semble-t-il, limités aux vertébrés. À l'intérieur de groupes étroitement apparentés, ils sont également variables. Ainsi, les êtres humains, les apes, les singes et les cochons de guinée (ou cochons d'Inde) ont besoin de vitamine C alors que les lapins non. Certains oiseaux sont dépendants de la vitamine A alors que d'autres ne le sont pas.

## Synthèse de la section 27.2

La Calorie est l'unité qui mesure la valeur énergétique de la nourriture que nous consommons. Les microaliments du régime d'un animal sont nécessaires pour certaines réactions enzymatiques et comme éléments faisant partie de certaines protéines. Les minéraux indispensables en quantités importantes sont des macrominéraux. Le sodium en est un exemple, essentiel pour le fonctionnement des nerfs et des muscles. Les microminéraux interviennent en quantités moindres et participent au fonctionnement de beaucoup d'enzymes. Les vitamines regroupent des substances non apparentées, présentes en petites quantités dans la nourriture et nécessaires au déroulement du métabolisme.

***Quelles sont les sources de nourriture susceptibles de satisfaire les besoins en vitamines de l'homme.***

**TABLEAU 27.4**
**VITAMINES HYDRO-SOLUBLES**

| VITAMINES | CARACTERISTIQUES | FONCTIONS | SOURCES |
|---|---|---|---|
| Thiamine (vitamine $B_1$) | Détruite par la chaleur et l'oxygène principalement en environnement alcalin | Fait partie du coenzyme intervenant dans l'oxydation des glucides, et coenzyme nécessaire à la synthèse du ribose | Viandes maigres, foie, œufs, céréales à grain, végétaux, à feuilles vertes, légumes |
| Riboflavine (vitamine $B_2$) | Stable à la chaleur, aux acides et à l'oxydation ; détruite par les alcalis et la lumière | Fait partie des enzymes et coenzymes nécessaires pour l'oxydation du glucose et des acides gras et pour la croissance cellulaire | Viandes, produits laitiers, végétaux à feuilles vertes, céréales à grain entier |
| Niacine (acide nicotinique) (vitamine $B_3$) | Stable à la chaleur, aux acides et aux alcalis ; convertie en niacinamide par les cellules ; synthétisée à partir du tryptophane | Fait partie des coenzymes nécessaires pour l'oxydation du glucose et la synthèse des protéines, des lipides et des acides nucléiques | Foie, viandes maigres, volaille, cacahuètes, légumes |
| Vitamine $B_6$ (pyridoxine) | Groupe de trois composés : stable à la chaleur et aux acides ; détruite par les alcalis et la lumière ultraviolette | Coenzyme nécessaire pour la synthèse des protéines et de nombreux acides aminés, pour la conversion du tryptophane en niacine, pour la production d'anticorps et pour la synthèse d'acides nucléiques | Foie, viandes, poissons, bananes, avocats, fèves, cacahuètes, céréales à grain, jaune d'œuf |
| Acide pantothénique (vitamine $B_5$) | Détruit par la chaleur, les acides et les alcalis | Fait partie du coenzyme impliqué dans l'oxydation des glucides et des lipides | Viandes, poisson, céréales à grain entier, légumes, lait, fruits, végétaux |
| Cyanocobalamine | Complexe, composé contenant du cobalt ; stable à la chaleur ; inactivé par la lumière, les acides forts et les alcalis forts ; absorption régulée par le facteur intrinsèque des glandes gastriques ; stocké dans le foie | Fait partie du coenzyme nécessaire pour la synthèse des acides nucléiques et pour le métabolisme des glucides ; joue un rôle dans la synthèse de la myéline | Foie, viandes, volaille, poisson, lait, fromage, œufs |
| Folate (acide folique) (vitamine $B_9$) | Se présente sous différentes formes ; détruit par oxydation en milieu acide ou par la chaleur en milieu alcalin ; stocké dans le foie où il estconverti en acide folinique | Coenzyme impliqué dans le métabolisme de certains acides aminés et la synthèse de l'ADN ; stimule la production des globules rouges du sang | Foie, végétaux à feuilles vertes, céréales à grain entier, légumes |
| Biotine | Stable à la chaleur, aux acides et à la lumière ; détruit par oxydation et les alcalis | Coenzyme intervenant dans le métabolisme des acides aminés et des acides gras ainsi que dans la synthèse des acides nucléiques | Foie, jaune d'œuf, noix, légumes, champignons |
| Acide ascorbique | Etroitement apparenté aux monosaccharides ; stable aux acides mais détruit par oxydation, la chaleur, la lumière et les alcalis | Nécessaire pour la production du collagène, la conversion du folate en acide folinique, le métabolisme de certains acides aminés ; stimule l'absorption du fer et la synthèse d'hormones à partir du cholestérol | Fruits agrumes, jus de citron, tomates, chou, pommes de terre, végétaux à feuilles vertes fruits frais |

## 27.3 DIGESTION

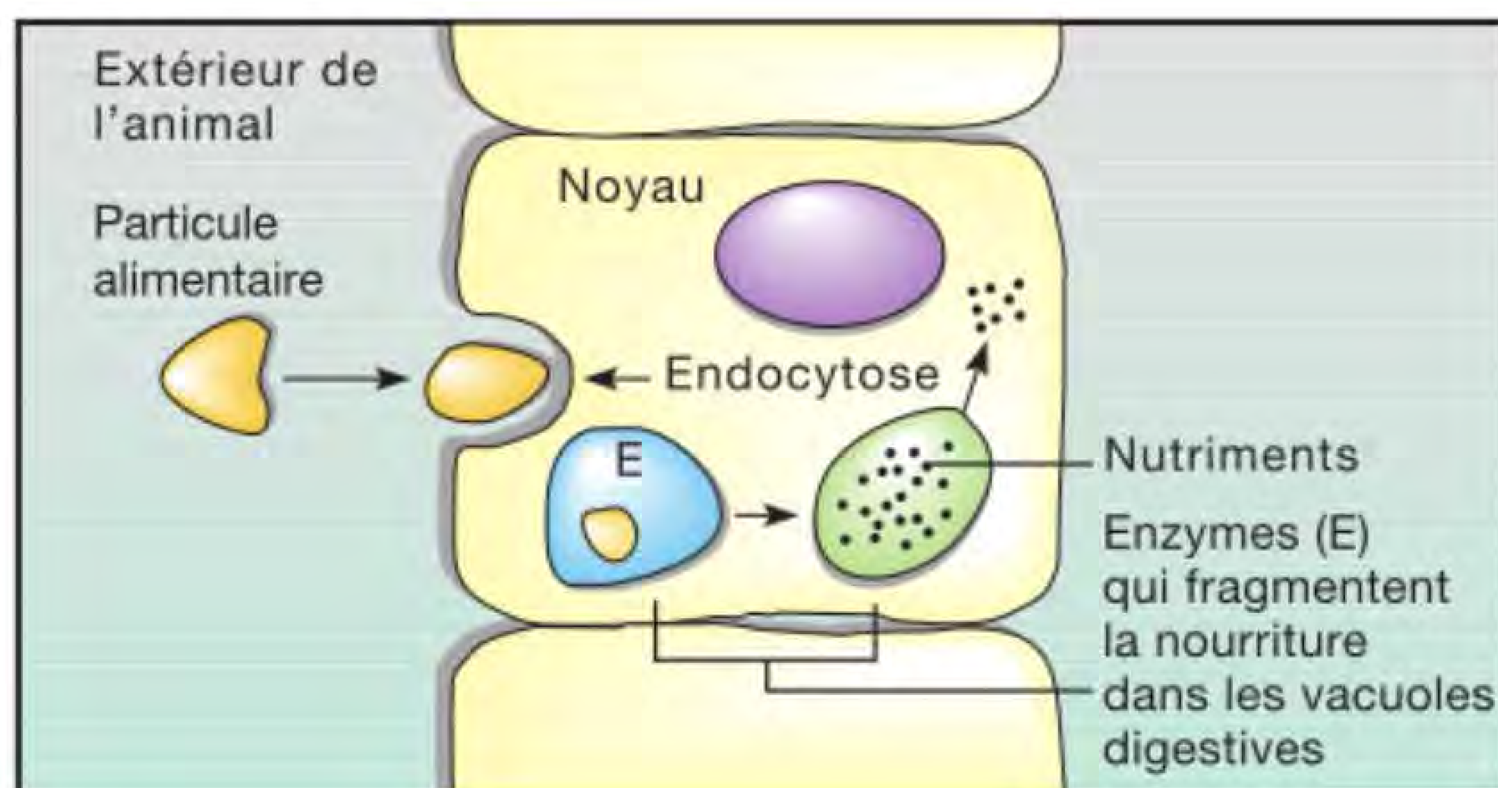
### COMPÉTENCE À ACQUÉRIR

1. Comparer et faire la différence entre la digestion extracellulaire et la digestion intracellulaire.

Chez certaines des formes de vie les plus simples (les protistes et les éponges), des cellules capturent directement les particules alimentaires de l'environnement par diffusion, transport actif, et/ou endocytose et les lysent par action enzymatique pour obtenir les nutriments. Cette stratégie est appelée **digestion intracellulaire** (« à l'intérieur de la cellule ») (Figure 27.2*a* ; *voir aussi Figure 9.4b*). Ce type de digestion contourne la nécessité d'une fragmentation mécanique de la nourriture dans un tube digestif ou dans une autre cavité du corps. Toutefois, elle impose une limite à la taille et la complexité de l'animal – seules de très petites pièces de nourriture peuvent être utilisées. La digestion intracellulaire fournit la totalité ou une partie des nutriments des protozoaires, spongiaires, cnidaires, plathelminthes, rotifères, mollusques bivalves et chordés primitifs.

**TABLEAU 27.5**
**Vitamines hydro-solubles**

| VITAMINES | CARACTERISTIQUES | FONCTIONS | SOURCES |
|---|---|---|---|
| Vitamine A (rétinol) | Présente sous différentes formes ; synthétisée à partir du carotène ; stockée dans le foie ; stable à la chaleur, aux acides et aux alcalis ; instable à la lumière | Nécessaire à la synthèse des pigments visuels, des muco protéines et des mucopolysaccharides ; pour le développement normal des os et des dents ; et pour le maintien des cellules épithéliales | Foie, poisson, lait entier, beurre, œufs, végétaux à feuilles vertes, végétaux jaunes et oranges, fruits |
| Vitamine D | Un groupe de stérols ; résistante à la chaleur, l'oxydation, les acides et les alcalis ; stockée dans le foie, la peau, le cerveau, la rate et les os | Permet l'absorption du calcium et du phosphore ; induit le développement des dents et des os | Produite par la peau exposée à la lumière ultra violette ; dans le lait, le jaune d'œuf, les huiles de foie de poisson, aliments enrichis |
| Vitamine E (tocophérol) | Un groupe de composés ; résistante à la chaleur et à la lumière visible ; instable en présence d'oxygène et de lumière ultraviolette ; stockée dans les muscles et le tissu adipeux | Un antioxydant ; protège de l'oxydation la vitamine A et les acides gras polyinsaturés ; peut participer au maintien de la stabilité des membranes cellulaires | Huiles des graines de céréales, huiles pour salade, margarine, matières grasses, fruits, noix et végétaux |
| Vitamine K (phylloquinone) | Présente sous plusieurs formes ; résistante à la chaleur mais détruite par les acides, les alcalis et la lumière ; stockée dans le foie | Nécessaire pour la synthèse de prothrombine et pour la coagulation du sang | Végétaux à feuilles vertes, jaune d'œuf, foie de porc, huile de soja, tomates, chou-fleur |



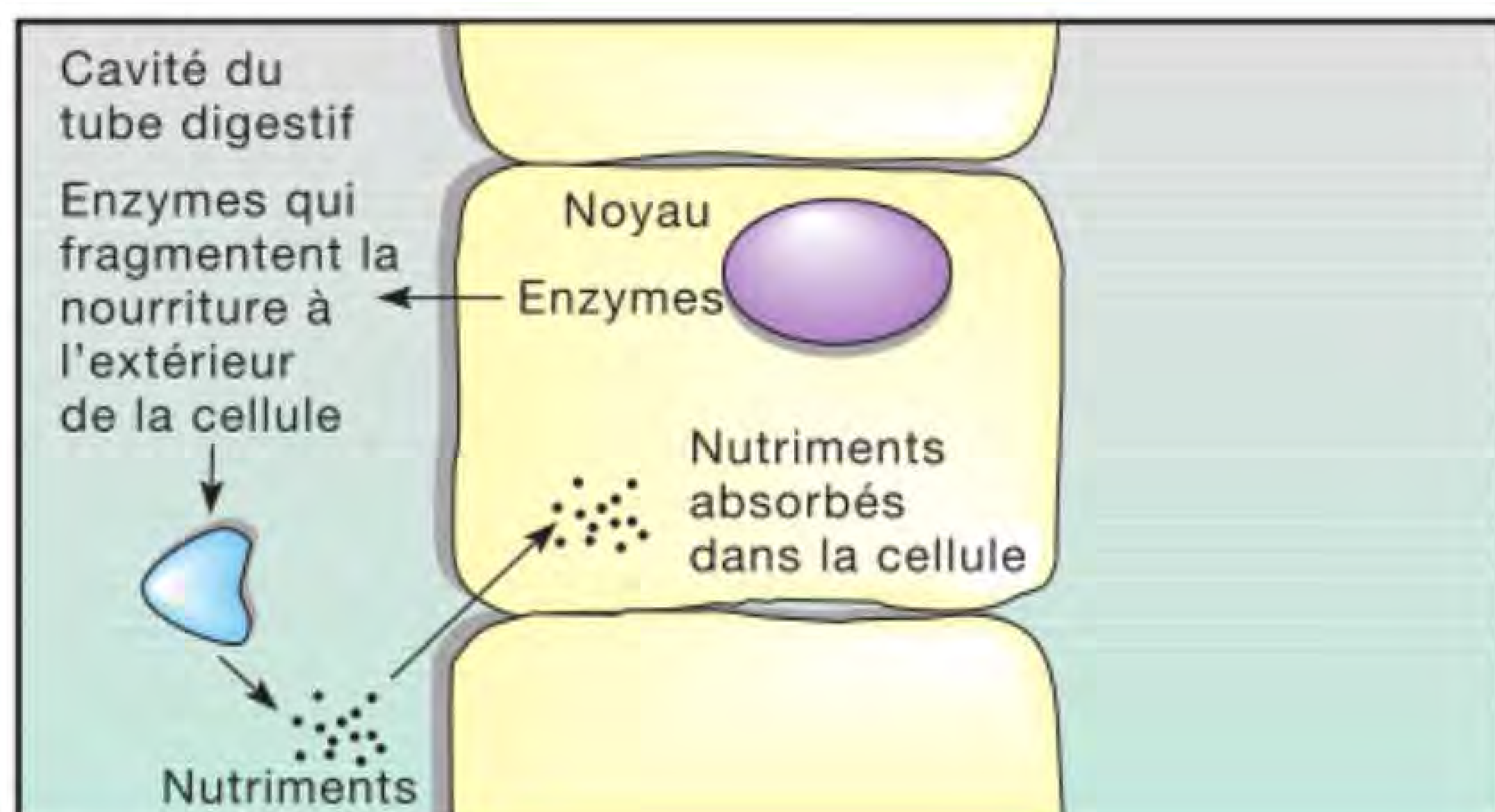




**FIGURE 27.2**

**Digestions intracellulaire et extracellulaire.** (*a*) Un invertébré simple, comme une éponge, n'a pas de tube digestif et pratique donc une digestion intracellulaire. De petites particules alimentaires sont capturées par endocytose. Des enzymes digestives dans la vacuole les décomposent en leurs constituants moléculaires. (*b*) Un chien, par exemple, a un tube digestif et peut y digérer des particules alimentaires de taille relativement importante. Les cellules qui bordent la cavité digestive sécrètent des enzymes, qui hydrolysent le matériel nutritif en nutriments que les cellules voisines absorbent.

Les animaux de plus grande taille ont mis en place des structures et des mécanismes qui assurent une **digestion extracellulaire**, c'est-à-dire la fragmentation enzymatique de pièces de nourriture importantes en molécules simples dans un organe spécialisé ou une cavité (Figure 27.2*b*). Les nutriments passent ensuite dans les cellules qui bordent l'organe ou la cavité et sont engagés dans le métabolisme énergétique ou les biosynthèses.

### Synthèse de la section 27.3

Chez certaines des formes de vie les plus simples (protistes et éponges), les cellules capturent la nourriture puis la fractionnent par action enzymatique. C'est la digestion intracellulaire. Dans le cas de la digestion extracellulaire, les réactions enzymatiques de dégradation se déroulent dans un organe spécialisé ou une cavité.

***Pourquoi une éponge ne peut-elle assurer une digestion extracellulaire ?***

## 27.4 Stratégies animales de capture et d'utilisation de la nourriture

### Compétences à acquérir

1. Justifier l'affirmation selon laquelle la prédation est une des stratégies de nutrition la plus sophistiquée des animaux.
2. Formuler une hypothèse sur le fait que certains animaux se nourrissent exclusivement de liquides.

Comme nous l'avons noté plus haut, seuls quelques protistes et animaux peuvent absorber directement les aliments en provenance du milieu environnant via la digestion intracellulaire. Beaucoup d'animaux doivent assurer un certain travail pour se nourrir. Le nombre



## Comment savons-nous que les pythons ne meurent pas de faim ou souffrent de la faim entre les repas ?

Les pythons utilisent l'alimentation de gros ou en vrac car ils ne peuvent pas mâcher de petites pièces de nourriture et doivent donc l'engloutir en entier. Une des découvertes scientifiques la plus extraordinaire concernant le système digestif concerne les pythons. Ces serpents attendent simplement que la proie animale passe à proximité. Avec un tel comportement, plusieurs jours ou semaines peuvent s'écouler entre les repas. Dans ces intervalles pourquoi les pythons ne souffrent-ils pas de faim ?

Les scientifiques ont observé qu'une adaptation nutritive des pythons est qu'ils sont équipés pour avaler de très gros animaux (la Figure 27.1 de l'encadré montre un python rocher commençant à ingérer une gazelle qu'il a capturée et tuée). Un serpent adulte peut peser plus qu'un homme et peut avaler des animaux qui font 70 % de son poids. Ainsi, les rumeurs sur des chèvres, des gazelles, des antilopes et de petits enfants qui auraient été mangés sont vraies.

Contrairement aux mammifères qui consomment sur une base journalière et maintiennent leur système digestif dans un état de réceptivité entre les repas, les pythons l'immobilisent et le mettent en sommeil. Par exemple, les pythons de Birmanie (*Python molurus*) réalisent une immobilisation totale de leur système digestif s'ils sont sans nourriture pendant un mois ou plus. Puis, quand ils capturent une proie, le reconstruisent rapidement. Dans les 24 premières heures qui suivent le repas, ils doublent la masse de leur intestin par la croissance d'un nouvel épithélium (essentiel pour la digestion et l'absorption). En même temps, ils synthétisent de grandes quantités de protéines de transport (par exemple le nombre total de transporteurs au glucose peut augmenter de plus de 20 fois). Le taux de métabolisme du python augmente de 40 fois. Cette élévation répond aux besoins énergétiques que nécessite la reconstruction du tractus en vue de traiter la nourriture ingérée.



**BOX FIGURE 27.1** **Python en train de manger.** Un python rocher (*Python sebae*) commence à ingérer sa proie. Après l'avoir engloutie, ce qui peut prendre plusieurs heures, le python prendra deux semaines ou plus pour digérer son repas.

de spécialisations mises en place pour se procurer la nourriture et pratiquer la digestion extracellulaire est tout aussi élevé que le nombre d'espèces animales. Ce qui suit expose brièvement les stratégies majeures de nutrition utilisées par les animaux.

### Consommateurs continus versus discontinus

Une variable en relation avec la structure des systèmes digestifs est associée au mode de nutrition continu ou discontinu. Beaucoup de **consommateurs continus** sont des animaux qui se déplacent lentement, voire qui sont sessiles (qui restent en permanence à un endroit donné). Par exemple, les **suspensivores** aquatiques, comme les vers vivant dans des tubes et les clams demeurent sur place et filtrent continuellement de petites particules alimentaires présentes dans l'eau.

Les **consommateurs discontinus** sont des animaux actifs, parfois très mobiles. Typiquement, les animaux qui se nourrissent de façon discontinue ont une plus grande variété de spécialisations que les autres, car ils font de grands repas et la nourriture doit être broyée, stockée ou les deux en partie. Beaucoup de carnivores, par exemple, poursuivent et capturent des proies de taille relativement importante. Quand ils réussissent, ils doivent s'offrir des repas copieux de manière à ne pas être obligés de passer leur temps à la chasse des proies. Ainsi, leur système digestif est-il spécialisé pour stocker et assurer une digestion graduelle, progressive de ce qui est consommé au cours de repas peu fréquents.

Les herbivores passent beaucoup plus de temps à se nourrir que les carnivores, mais ce sont aussi des consommateurs discontinus. Ils doivent se déplacer d'une aire à une autre quand la nourriture est épuisée et, au moins dans les environnements naturels, doivent limiter

le temps de broutage afin d'éviter d'être trop longtemps exposés aux prédateurs. Leurs systèmes digestifs sont organisés de manière à rassembler rapidement la nourriture puis la digérer de façon graduelle.

## Suspensivores

La **nutrition par filtration** est la récupération des particules alimentaires en suspension dans l'eau par une structure de capture, de piégeage ou de filtration. Cette stratégie de nutrition implique trois étapes : (1) transport de l'eau à travers la structure spécialisée, (2) récupération des aliments à partir de l'eau et (3) transport des aliments vers la bouche (ou un orifice faisant office de bouche). Les éponges, brachiopodes, ectoproctes, entoproctes, phoronidiens, la plupart des bivalves, beaucoup de crustacés, polychètes, gastéropodes et quelques chordés non vertébrés comme les ascidies et les céphalochordés sont des suspensivores (*voir Figure 11.10* comme exemple).

## Dépositivores

La **nutrition de dépôt** concerne principalement les animaux omnivores. Ils extraient leurs aliments des sédiments d'habitats à fond meuble (vase ou sable) ou des sols terrestres. Les dépositivores directs ingurgitent de grandes quantités de sédiment (vase, terre, sable, matière organique). Les aliments consommables sont digérés et les résidus sont éliminés par l'anus. Beaucoup d'annélides polychètes, quelques escargots, quelques oursins et la plupart des vers de terre sont des dépositivores directs (*voir Figure 12.12*). D'autres dépositivores directs utilisent des structures en forme de tentacules pour capturer la nourriture. Les concombres de mer, la plupart des sipunculiens, certains bivalves et plusieurs types de polychètes, appartiennent à cette catégorie.

## Herbivorie

L'**herbivorie** (L. *herba*, herbe + *vorare*, manger) est la consommation de plantes macroscopiques. Cette stratégie nutritive commune repose sur la capacité de « couper et mâcher » de grandes pièces de matière végétale (macroherbivorie). Bien qu'assez répandus parmi les invertébrés, les mécanismes qui sous-tendent ce mode de nutrition dépendent souvent de la présence de surfaces dures (les dents par exemple) que des muscles puissants mettent en jeu. La macroherbivorie est le mode de nutrition des mollusques, des vers polychètes, des arthropodes et des oursins.

Beaucoup de mollusques ont une radula (*voir Figure 11.4*). Une radula est une râpe ressemblant à un ceinturon, muscularisée et armée de petites dents. Les mollusques utilisent la radula pour racler les algues sur les rochers ou arracher les feuilles des plantes terrestres. Les polychètes ont des jeux de grandes dents chitineuses implantés sur leur proboscis éversible ou leur pharynx et sont utilisés pour racler les algues. Ce pharynx denté convient également dans la nutrition par carnivorie, lorsque le matériel végétal se raréfie. La macroherbivorie est répandue pratiquement dans tous les groupes d'arthropodes. Les insectes et les crustacés, par exemple, ont de puissantes mandibules capables d'arracher les tissus végétaux, puis de les broyer et de les mâcher avant d'engager la nourriture dans la bouche.

## Prédation

La **prédation** (L. *praedator*, un pilleur) est une des stratégies de nutrition la plus sophistiquée, car elle consiste à capturer des proies vivantes. Seules quelques considérations sur les types de prédation sont proposées ici ; les détails concernant la réalisation de ce mode de nutrition dans les différents taxa sont traités dans les chapitres correspondants.

Les prédateurs peuvent être classés en fonction de la façon dont ils capturent leurs proies : les chasseurs d'approche mobiles, les prédateurs qui se cachent (à l'affût), les opportunistes sessiles ou les prédateurs de pâture ou brouteurs. Les premiers poursuivent activement les proies. Les exemples sont nombreux et comprennent les protozoaires ciliés, les némertiens, les annélides polychètes, les gastéropodes, les pieuvres et les calmars, les crabes, les étoiles de mer et beaucoup de vertébrés. Les prédateurs cachés sont positionnés et attendent que la proie passe à leur portée pour la saisir. C'est le comportement des mantes, crevettes, crabes, araignées, polychètes et de beaucoup de vertébrés. Les opportunistes sessiles ne capturent que les proies qui viennent à leur contact. Ainsi agissent certains protozoaires, les barnacles et les cnidaires. Les carnivores brouteurs se déplacent sur le substrat et extirpent les petits organismes qu'il renferme, animaux sessiles ou se déplaçant lentement, comme les éponges, les ectoproctes, les tuniciers, les escargots, les vers et de petits crustacés.

## Absorption de l'aliment par la surface

Quelques animaux hautement spécialisés se sont dispensés de tous les mécanismes de capture de proies, d'ingestion de particules alimentaires et de processus de digestion. À la place, ils absorbent directement les aliments présents dans le milieu à travers la surface du corps (ce sont des osmotrophes N. d. T.). Le milieu peut être l'eau de mer enrichie en éléments nutritifs, le fluide qui remplit le tractus digestif d'autres animaux ou d'autres fluides corporels. Par exemple, quelques protozoaires menant une vie libre, comme *Chilomonas*, absorbent tous les nutriments à travers leur surface corporelle. Les protozoaires endoparasites, les vers cestodes, les gastéropodes endoparasites et certains crustacés (tous dépourvus de bouche et de tractus digestif) absorbent les nutriments à travers la paroi du corps.

Également quelques métazoaires non parasites n'ont pas de bouche ni de tube digestif et pratiquent donc l'osmotrophie. Les exemples comprennent les bivalves sans bouche et les vers pogonophores. De façon intéressante, beaucoup de pogonophores absorbent certains aliments présents dans l'eau de mer à travers leur paroi, mais complètent leur nutrition avec le carbone organique que fixent les bactéries symbiotiques incluses dans leurs tissus.

## Les liquidivores

Les fluides biologiques des animaux et des plantes sont de riches sources d'aliments. Se nourrir de tels fluides est la **nutrition liquide**. Ce mode de nutrition est caractéristique de certains parasites, comme les nématodes intestinaux qui raclent les tissus de l'hôte ou sucent le sang. Les parasites externes (ectoparasites), comme les sangsues, les tiques, les mites, les lamproies et certains crustacés utilisent une grande variété de dispositifs buccaux pour récupérer les fluides corporels. Par exemple, la lamproie de mer a une structure en entonnoir autour de la bouche (*voir Figure 27.6a*). Cette structure est munie de deux cents dents râpeuses et d'une langue musculeuse et pourvue de dents. La lamproie utilise l'entonnoir comme une ventouse avec laquelle elle s'accroche sur le poisson-hôte puis avec sa langue perfore la peau en l'écorchant avec ses dents. La lamproie suce le sang de la plaie qui saigne avec quelques lambeaux de chair qui sont aspirés.

Les insectes ont les structures d'absorption de l'aliment liquide les plus perfectionnées. Par exemple, les papillons, les mites et les

aphidiens (pucerons) ont des pièces buccales en forme de tubes (trompes) qui leur permettent de récupérer par succion les liquides des plantes (*voir Figure 15.7*). Les moustiques piqueurs et suceurs de sang ont des pièces buccales complexes transformées en stylets perforateurs.

La plupart des oiseaux qui se nourrissent de pollen et de nectar ont des becs et des langues allongés. Dans les faits, le bec est souvent spécialisé et adapté (dans sa forme, sa longueur, sa courbure) à des types particuliers de fleurs (*voir Figure 21.8*). Les langues de certains oiseaux ont une extrémité en forme de brosse ou sont creuses, ou les deux à la fois, pour collecter le nectar des fleurs. D'autres oiseaux nectarivores ont des becs courts ; ils font un trou à la base d'une fleur et utilisent leur langue pour récupérer le nectar.

Les seuls mammifères qui se nourrissent exclusivement de sang sont les chauves-souris vampires, comme *Desmodus*, d'Amérique tropicale du sud et du centre. Elles attaquent les oiseaux, le bétail et les chevaux utilisant leurs dents frontales (incisives supérieures N. d. T.), à bords tranchants comme des lames de rasoir, pour percer l'épiderme et les vaisseaux sanguins de surface puis laper le sang de la plaie qui suinte. Les chauves-souris qui se nourrissent de nectar ont une langue allongée et une denture réduite comparée à celles qui sont hématophages. De façon comparable, la souris ou opossum à miel a une longue langue, à pointe en brosse et une denture réduite.

## Synthèse de la section 27.4

La prédation est une stratégie de nutrition très sophistiquée. Certains animaux se nourrissent exclusivement de liquides qui sont d'excellentes sources d'aliments. Les animaux qui se nourrissent de façon continue se déplacent généralement lentement ou sont sessiles (vers tubicoles et clams par exemple) qui restent à un endroit et extraient en permanence leur nourriture de l'eau. Ceux qui se nourrissent de façon discontinue sont actifs et font de grands repas qui doivent être broyés ou stockés. Les carnivores sont de bons exemples d'animaux pratiquant ce mode de nutrition. Les suspensivores récupèrent leur nourriture au moyen de structures de capture, piégeage ou filtration. Les dépositivores sont représentés par des annélides polychètes, certains escargots et quelques oursins de mer. Beaucoup de mollusques sont herbivores.

***Pourquoi Desmodus est-il un mammifère unique au regard de sa stratégie de nutrition ?***

# 27.5 Diversité des structures digestives : invertébrés

## Compétences à acquérir

1. Expliquer pourquoi une cavité gastro-vasculaire est un tractus digestif incomplet.
2. Comparer les trois cycles que les mollusques utilisent pour accomplir la digestion des particules alimentaires.
3. Justifier l'affirmation selon laquelle la vie d'un insecte serait impossible sans un tube digestif complet.

Chez les métazoaires primitifs, comme les cnidaires, le tube digestif est un sac aveugle appelé **cavité gastro-vasculaire**. Elle n'a qu'une ouverture d'entrée et de sortie à la fois (Figure 27.3*a*) ; c'est, en

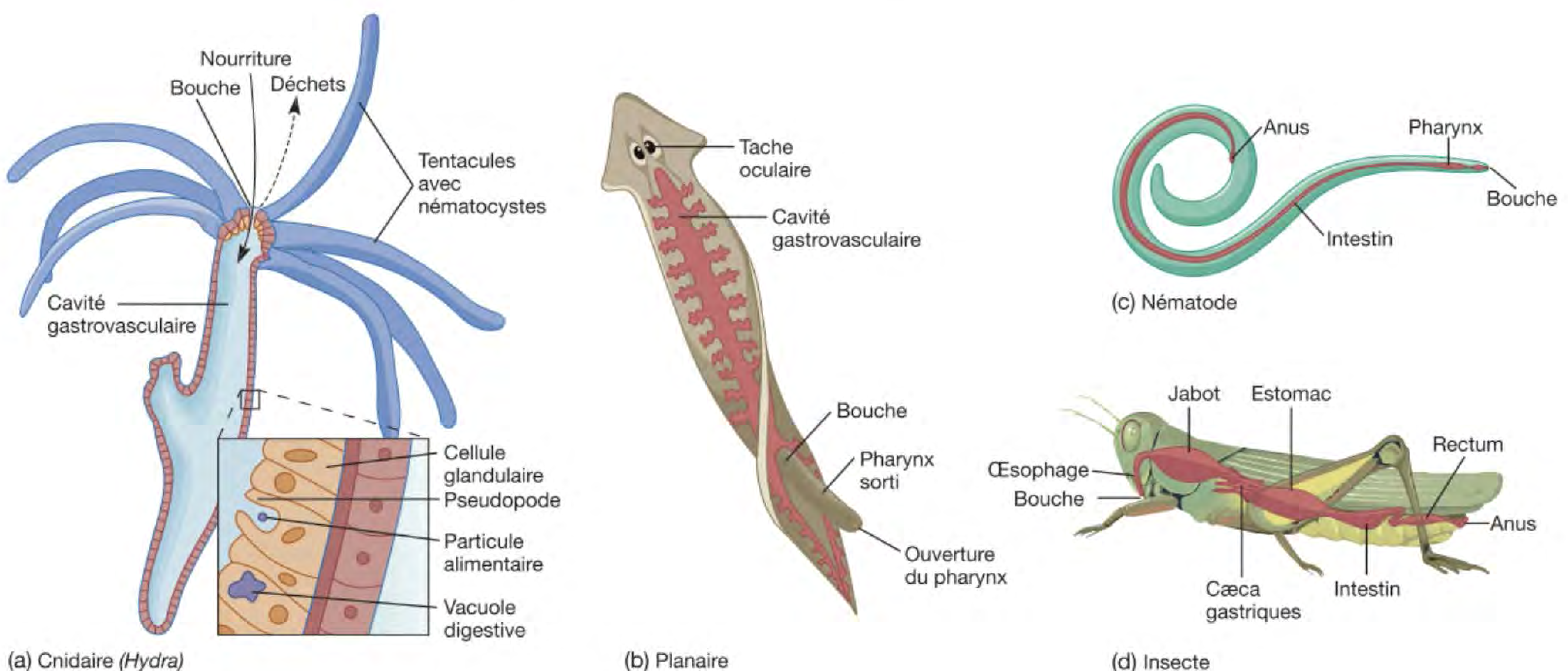



**FIGURE 27.3**

**Types variés de structures digestives des invertébrés.** (*a*) La cavité gastrovasculaire d'un cnidaire (*Hydra*) est un tube digestif incomplet parce que sa seule ouverture, une bouche, sert à la fois de point d'entrée pour la nourriture et d'orifice de sortie pour les déchets. La digestion extracellulaire s'effectue dans la cavité gastrovasculaire et une digestion intracellulaire fait suite dans des vacuoles digestives formées par des cellules qui phagocytent les particules nutritives. (*b*) Même si la cavité gastrovasculaire d'un plathelminthe (planaire) est très ramifiée, elle constitue aussi un tractus digestif incomplet car pourvu d'une seule ouverture. Pour se nourrir, la planaire fait saillir le pharynx de la bouche et attrape la nourriture. (*c*) Un nématode (*Ascaris*) a un tube digestif complet avec bouche, pharynx et anus. (*d*) Le tube digestif complet d'un insecte (sauterelle) possède une région élargie appelée jabot qui fonctionne comme un organe de réserve des aliments.

conséquence, un tube digestif incomplet. Certaines cellules spécialisées de la cavité sécrètent des enzymes digestives qui débutent un processus de digestion extracellulaire. D'autres cellules, à activité phagocytaire, qui bordent la cavité, engouffrent le matériel nutritif et poursuivent une digestion intracellulaire à l'intérieur de vacuoles digestives (cellules nutritives et musculaires ; *voir Figure 9.8*). Certains vers plats ont des modalités digestives similaires (Figure 27.3*b*).

Le développement d'un anus et d'un **tractus digestif complet** (ou, plus communément d'un canal alimentaire) chez les aschelminthes fut une étape évolutive essentielle (Figure 27.3*c* ; *voir aussi Figure 13.7*). Un tractus digestif complet permet un flux unidirectionnel de la nourriture ingérée sans mélange avec de la nourriture préalablement ingérée ou des déchets. Les tractus complets ont également l'avantage d'assurer un processus de digestion progressif dans des régions spécialisées le long du système. Les aliments peuvent être digérés efficacement, entraînés dans une série d'étapes différentes. Les multiples variations du plan d'organisation de base d'un tractus digestif complet sont en relation avec les différents mécanismes de stockage de la nourriture et les régimes (Figure 27.3*d*). La plupart d'entre elles ont déjà été présentées dans les chapitres concernant les protistes et les invertébrés et ne sont donc pas reprises ici. À la place, trois exemples sont choisis pour illustrer plus en détail les systèmes digestifs des protozoaires et des invertébrés : (1) le système digestif incomplet d'un protozoaire cilié est un exemple de système digestif intracellulaire, (2) le mollusque bivalve est un exemple d'invertébré qui pratique à la fois la digestion intracellulaire et la digestion extracellulaire et (3) un insecte est un exemple d'invertébré qui a une digestion extracellulaire et un tractus digestif complet. Le mouvement unidirectionnel le long du tractus digestif complet permet à différentes régions de se spécialiser dans la réalisation de fonctions différentes.

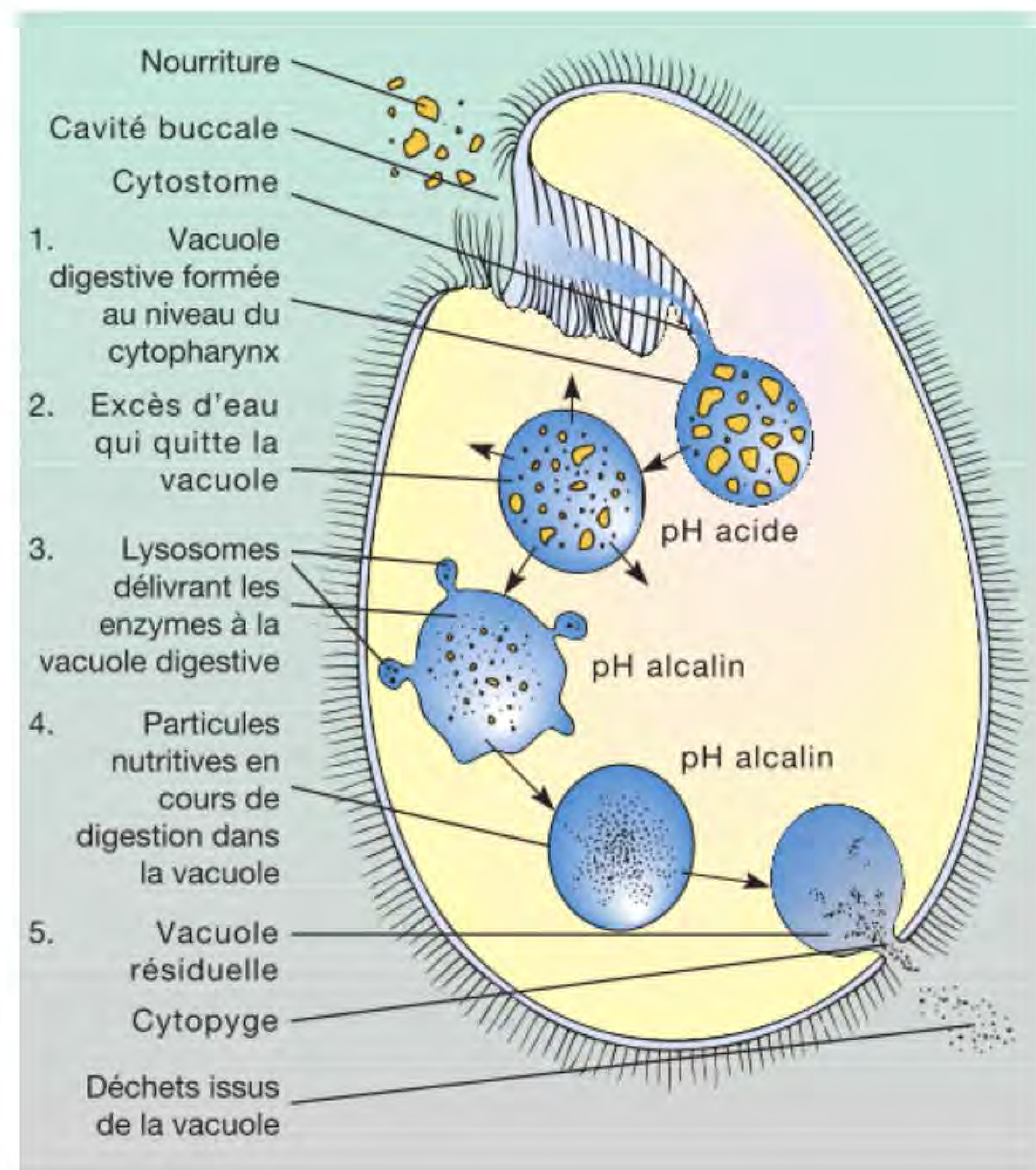



**FIGURE 27.4**

**Digestion intracellulaire chez un protozoaire cilié.** Les cils dirigent la nourriture vers le cytostome (« bouche »). Elle entre dans la **cavité buccale** et s'engage dans une vacuole digestive qui se forme et se détache du cytopharynx. La vacuole est le site d'une digestion en milieu acide puis alcalin puis, remplie de déchets, se dirige vers le cytopyge (« anus ») pour les excréter.

## Protozoaires

Comme cela a été présenté dans le Chapitre 8, les protozoaires peuvent être autotrophes, saprophages ou hétérotrophes (ingérer des particules de nourriture). Les protozoaires ciliés sont de bons exemples de protistes qui pratiquent une nutrition hétérotrophe. Le mouvement des cils dirige la nourriture dans la cavité buccale et le cytostome (Figure 27.4).Le cytostome s'ouvre dans le cytopharynx, qui s'élargit lorsque la nourriture pénètre et bourgeonne une vacuole qui la séquestre. La vacuole, une fois détachée, se déplace dans le cytoplasme. Durant ce mouvement, l'excès d'eau est évacué, le contenu s'acidifie, puis devient alcalin et des lysosomes, après fusion, déchargent des enzymes digestives. Les particules alimentaires sont digérées et les nutriments diffusent dans le cytoplasme. La vacuole résiduelle excrète les produits de déchets au niveau d'un cytopyge.

## Mollusques bivalves

Beaucoup de mollusques bivalves se nourrissent de matière en suspension et ingèrent de petites particules de nourriture. Le tractus digestif a un œsophage court, un estomac, un intestin moyen, un intestin postérieur et un rectum. L'estomac renferme un stylet cristallin, un bouclier gastrique, et une région pourvue de diverticules (caeca). Ces diverticules sont des sacs aveugles qui augmentent la surface de l'aire d'absorption et de digestion intracellulaire. Intestin moyen, intestin postérieur et rectum interviennent dans la digestion extracellulaire et l'absorption (Figure 27.5).

La digestion se présente comme la réalisation coordonnée de trois cycles : (1) prise de nourriture, (2) digestion extracellulaire, (3) digestion intracellulaire. La phase de repos prépare la phase de digestion extracellulaire. La dégradation mécanique et enzymatique de la nourriture durant la phase de nutrition fournit les particules de petite taille, substrats de la digestion intracellulaire. La digestion intracellulaire libère les nutriments dans le sang et produit les sphérules de fragmentation qui assurent à la fois l'excrétion des déchets et la baisse du pH pour optimiser la digestion extracellulaire. Ces trois cycles sont en relation avec le rythme tidal d'immersion et d'émersion du mollusque.

## Insectes

La sauterelle est un insecte représentatif avec un tube digestif complet et une digestion extracellulaire (*voir Figure 27.3d ; voir aussi Figure 15.8*). Durant la nutrition, les mandibules et les maxilles fragmentent en premier (mastiquent) la nourriture qui, récupérée par la bouche, est acheminée vers le jabot via l'œsophage. Durant la mastication, les glandes salivaires imprègnent la nourriture de salive pour la lubrifier et faciliter son transit dans le tractus. La salive contient également une amylase, enzyme qui débute la digestion des glucides. La digestion se poursuit au cours du stockage dans le jabot. L'intestin moyen sécrète d'autres enzymes (carbohydrases, lipases, protéases) qui diffusent dans le jabot. La nourriture passe lentement du jabot à l'estomac où elle est réduite mécaniquement et où les particules alimentaires sont triées. Les particules de grande taille retournent au jabot pour un traitement supplémentaire ; les petites

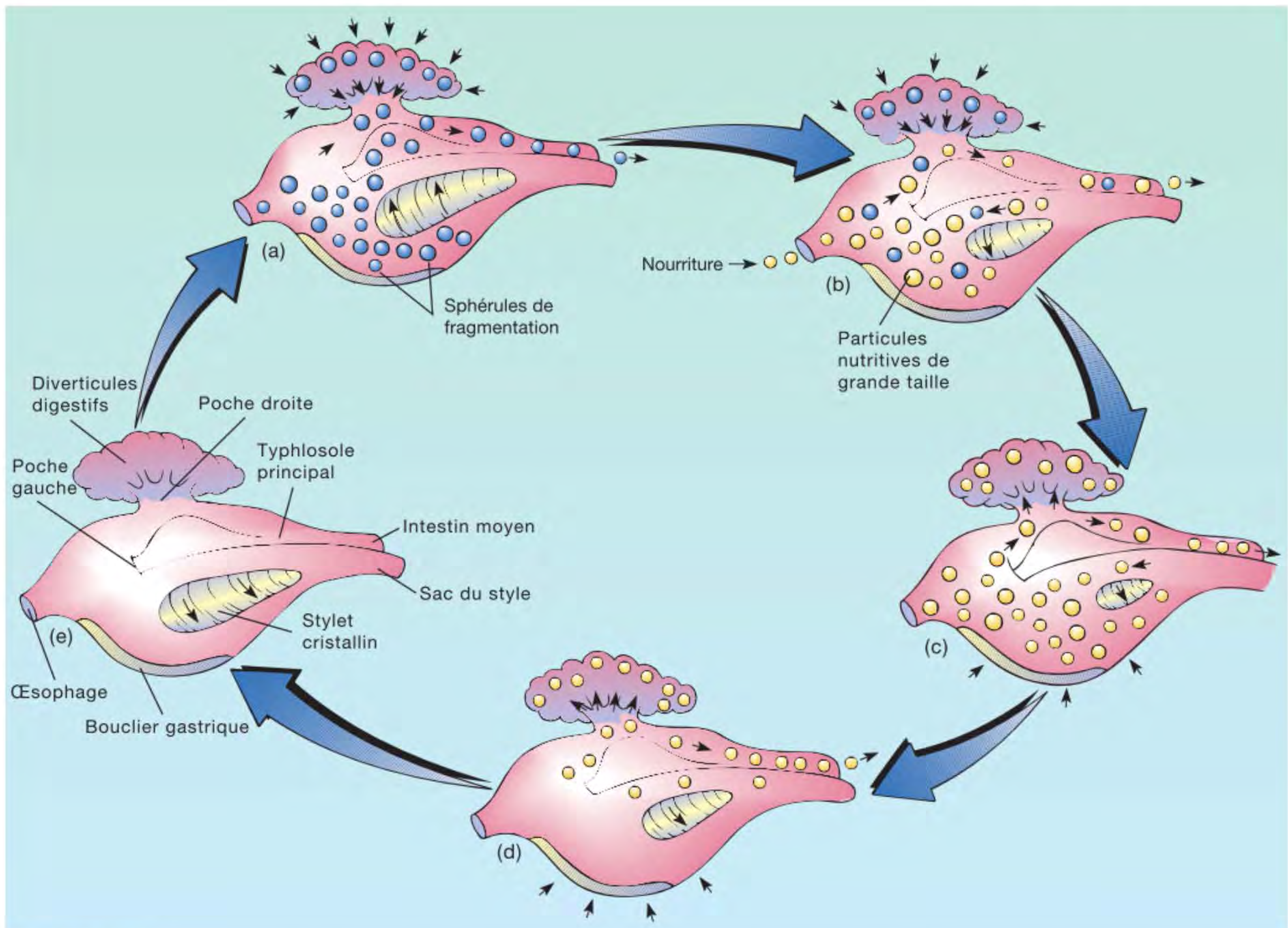



**FIGURE 27.5**

**Digestion extracellulaire et intracellulaire chez un mollusque bivalve.** (*a*) La digestion extracellulaire débute avant l'ingestion de la nourriture par la dissolution du stylet cristallin et la formation de sphérules de fragmentation dans l'estomac. (*b*) La nourriture qui entre dans l'estomac est mécaniquement et enzymatiquement dégradée par le stylet qui tourne et les enzymes libérées par le bouclier gastrique. (*c*) Les petites particules produites s'engagent dans les diverticules digestifs où se déroule une digestion intracellulaire. (*d*) Le passage progressif des particules alimentaires dans les diverticules s'accompagne d'un arrêt de la prise alimentaire. (*e*) Durant cette phase de repos, l'estomac se vide et le style se reconstitue tandis que la digestion dans les diverticules se termine et que les sphérules de fragmentation sont à nouveau élaborés. Le mouvement des sphérules marque le début du cycle suivant.

particules pénètrent dans les caeca gastriques, où la digestion extracellulaire est complétée. L'absorption de la plupart des nutriments s'effectue dans l'intestin. Les éléments non digérés transitent dans l'intestin jusqu'au rectum, où l'eau et des ions sont absorbés. Les pelotes fécales solides formées sont évacuées par l'anus. Au cours de tout le processus, le système nerveux, le système endocrine et la présence de la nourriture exercent un contrôle permanent de la sécrétion des enzymes à différents points du tractus.

### Synthèse de la section 27.5

Une cavité gastro-vasculaire est un système digestif incomplet, car pourvu d'une seule ouverture qui sert à la fois de bouche et d'anus. Les cellules et tissus d'un système digestif unidirectionnel sont spécialisés de telle sorte qu'ingestion, digestion et élimination peuvent se produire simultanément. Les tractus digestifs complets permettent un flux unidirectionnel de nourriture dans le cas d'une nutrition en continu, ainsi que des spécialisations des structures digestives pour le traitement d'aliments propres aux régimes de beaucoup d'animaux. Les insectes ont un tractus digestif complet avec bouche, œsophage, jabot, caeca gastriques, estomac, intestin, rectum et anus.

***Chez les protozoaires ciliés, quelle structure fonctionne comme un anus ?***

## 27.6 Diversité des structures digestives : vertébrés

### Compétences à acquérir

1. Expliquer ce qui est unique dans le cas des langues de certaines grenouilles et salamandres.
2. Préciser les fonctions des dents des omnivores.
3. Émettre une hypothèse sur la signification évolutive du mode de vie ruminant.

Le tractus digestif (tube digestif) complet des vertébrés est hautement spécialisé à la fois structuralement et fonctionnellement pour la digestion d'une grande variété de nourritures. Les structures de base du tube digestif comprennent la cavité buccale, le pharynx, l'œsophage, l'estomac, le petit intestin, le gros intestin, le rectum et l'anus/cloaque. En plus, trois systèmes glandulaires importants sont associés au tractus : (1) les glandes salivaires, (2) le foie, la vésicule biliaire et le conduit de la bile, (3) le pancréas et le canal pancréatique.

Parce que la plupart des vertébrés passent la majorité de leur temps à acquérir de la nourriture, la nutrition est le passe-temps universel. La cavité orale (bouche), les dents, les intestins et d'autres structures digestives importantes reflètent habituellement la façon dont l'animal attrape la nourriture, le type de nourriture qu'il mange et comment il la digère. Ces structures sont maintenant décrites dans le but d'illustrer la diversité de forme et de fonction au sein des vertébrés.

## Langues (« pièces buccales spécialisées »)

Une langue ou une structure ressemblant à une langue se développe à partir du plancher de la cavité orale chez beaucoup de vertébrés. Par exemple, une lamproie a une langue protractile avec des dents cornées qui râpent la chair de la proie (Figure 27.6*a*). Les poissons peuvent avoir une langue primaire qui porte des dents et aide à maintenir la proie ; ce type de langue toutefois n'est pas musculaire (Figure 27. 6*b*). Les tétrapodes ont différencié des langues mobiles pour attraper la nourriture. Les grenouilles et les salamandres ainsi que certains lézards peuvent rapidement projeter une partie de leur langue hors de la bouche pour capturer un insecte (Figure 27.6*c* ; *voir aussi Figure 20.12*). Un pic a une longue langue munie de piquants pour capturer les insectes et les asticots (Figure 27.6*d*). Les mammifères qui mangent les fourmis et les termites récupèrent également leur nourriture à l'aide de langues allongées et épineuses. Les papilles épineuses des langues de chats et d'autres carnivores leur permettent de racler les restes de viande présents sur un os.

## Dents (« reflètent la nature du régime »)

À l'exception des oiseaux, tortues et baleines, la plupart des vertébrés ont des dents (Figure 27.7). Les oiseaux sont dépourvus de dents, probablement afin de réduire le poids du corps et faciliter le vol. Les dents sont spécialisées en fonction de la nature de ce que mange l'animal : plantes (pour les herbivores), autres animaux (pour les carnivores) ou les deux (cas des omnivores) et la façon avec laquelle il obtient sa nourriture. Les dents des serpents s'inclinent vers l'arrière de manière à maintenir la proie pendant l'engloutissement (*Voir Figure 20.13*) et les canines des loups sont spécialisées pour mordre et déchirer les proies. Les herbivores, comme les cerfs, ont des dents principalement adaptées à la mastication, les dents frontales d'un castor sont utilisées pour cisailler les branches d'arbres, et l'éléphant a deux de ses dents frontales supérieures (incisives) transformées en défenses et utilisées comme armes ou pour déplacer des objets. En tant qu'omnivores, les êtres humains, porcs, ours, ratons laveurs et quelques autres mammifères ont des dentures impliquées dans la réalisation de plusieurs tâches – déchirer, ciseler, mastiquer…

## Glandes salivaires (« glandes exocrines spécialisées »)

Beaucoup de poissons sont dépourvus de glandes salivaires. Les lamproies font exception et ont une paire de glandes qui sécrètent une substance anticoagulante nécessaire pour maintenir fluide le sang des proies dont elles se nourrissent. Les glandes salivaires modifiées de certains serpents produisent un venin injecté par les crochets pour immobiliser la proie. La sécrétion d'enzymes digestives orales ne représente pas une fonction importante pour les amphibiens et les reptiles qui ne différencient donc pas de glandes salivaires. Beaucoup d'oiseaux n'en ont également pas, mais tous les mammifères en sont pourvus.

## Œsophages (« progression de la nourriture vers l'estomac »)

L'**œsophage** est court chez les poissons et les amphibiens, mais plus long chez les amniotes en raison du cou qui est développé. Les oiseaux qui se nourrissent de grains et de semences ont un jabot qui se différencie à partir de la portion terminale de l'œsophage (Figure 27.8*a*). Le stockage de la nourriture dans le jabot assure un apport alimentaire continu vers l'estomac et l'intestin pour la digestion. Cette structure permet aux oiseaux de réduire le nombre de repas tout en maintenant un taux de métabolisme élevé.

## Estomacs (« stations d'attente »)

L'**estomac** est une structure de vertébré ancestrale qui a évolué à partir du moment où les vertébrés commencèrent à se nourrir d'organismes volumineux qu'ils attrapaient à intervalles plus espacés, comportement qui nécessitait un stockage. Certains zoologistes suggèrent que les glandes gastriques et leur production d'acide chlorhydrique (HCl) ont évolué dans le but de préserver la nourriture en tuant les bactéries qui pouvaient l'altérer. La synthèse du pepsinogène (précurseur de la pepsine, enzyme active) serait une innovation plus tardive, car l'estomac n'est pas essentiel pour la digestion.

## Gésiers (« broyeurs mécaniques »)

Quelques poissons, certains reptiles comme les crocodiliens et tous les oiseaux ont un **gésier** (L. *gigeria*, entrailles cuites de volaille) pour broyer la nourriture (Figure 27.8*a*). Le gésier d'oiseau se développe à partir de la partie postérieure de l'estomac appelée ventricule (N. d. T. L'estomac d'oiseau est partagé en deux parties distinctes par une constriction transversale. La partie antérieure, glandulaire, porte le nom de ventricule succenturié ; la partie postérieure, musculaire, est le gésier). Les cailloux (sable) qui sont avalés sont souvent retenus dans le gésier des oiseaux mangeurs de graines et facilitent le processus de broyage.

## Rumens (« manger maintenant, digérer plus tard »)

Les mammifères ruminants – animaux qui « ruminent », comme les vaches, moutons, wapitis, bisons, buffles, chèvres, girafes, caribous et cerfs – révèlent quelques-unes des modifications les moins habituelles de l'estomac. Cette méthode de digestion (la rumination) est apparue chez des animaux qui ont besoin de manger de grandes quantités de nourriture en peu de temps, mais qui peuvent ensuite la mastiquer en un endroit plus confortable ou en sécurité. Le plus important est que l'estomac du ruminant offre l'opportunité à un nombre élevé de microorganismes de digérer les parois cellulosiques de l'herbe et d'autres végétaux. La cellulose est très énergétique, mais généralement, les animaux n'ont pas la capacité de synthétiser la cellulase, enzyme qui dégrade la cellulose et libère son énergie. La présence de microorganismes capables de produire cette enzyme a rendu plus efficace le mode de vie herbivore.

(a) (b) (c) (d)

**FIGURE 27.6**

**Langues.** (*a*) Langue râpeuse et bouche d'une lamproie. (*b*) Langue d'un poisson. (*c*) Langue d'un caméléon attrapant un insecte. Un caméléon peut projeter sa langue sur un insecte dont on ne soupçonne pas la présence à une vitesse égale à 25 fois la longueur de son corps par seconde. (*d*) La langue d'un pic qui extraie des insectes de l'écorce d'un arbre.

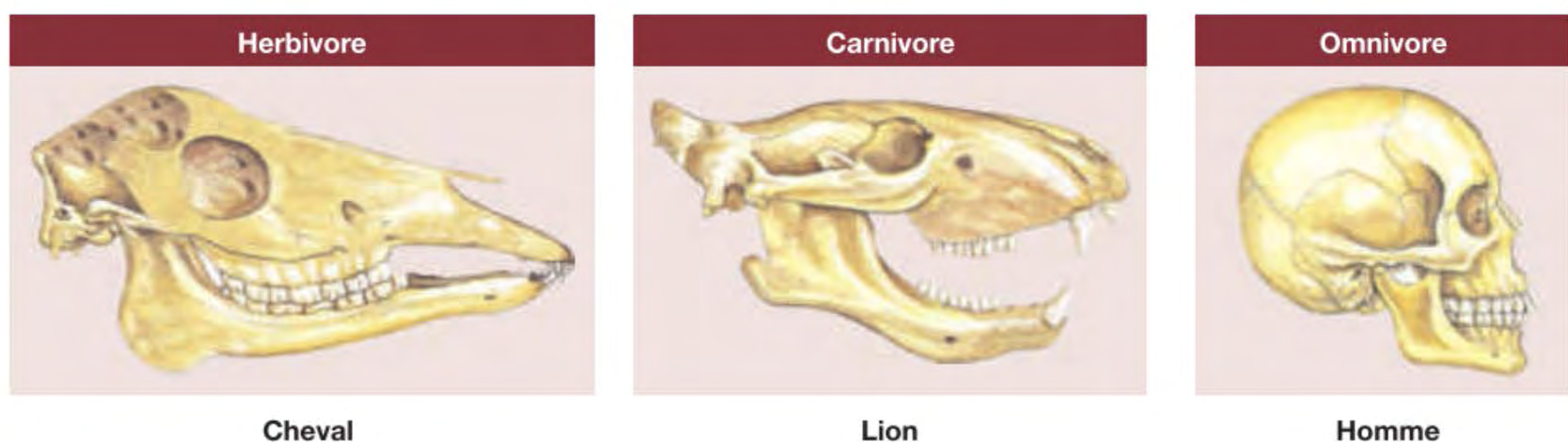



**FIGURE 27.7**

**Arrangement des dents chez divers vertébrés.** Les différentes dentures (assortiments des dents d'un animal) montrées ici dépendent des régimes et des comportements alimentaires. Herbivore, carnivore et omnivore ont des dentures spécialisées adaptées à leur source nutritionnelle.

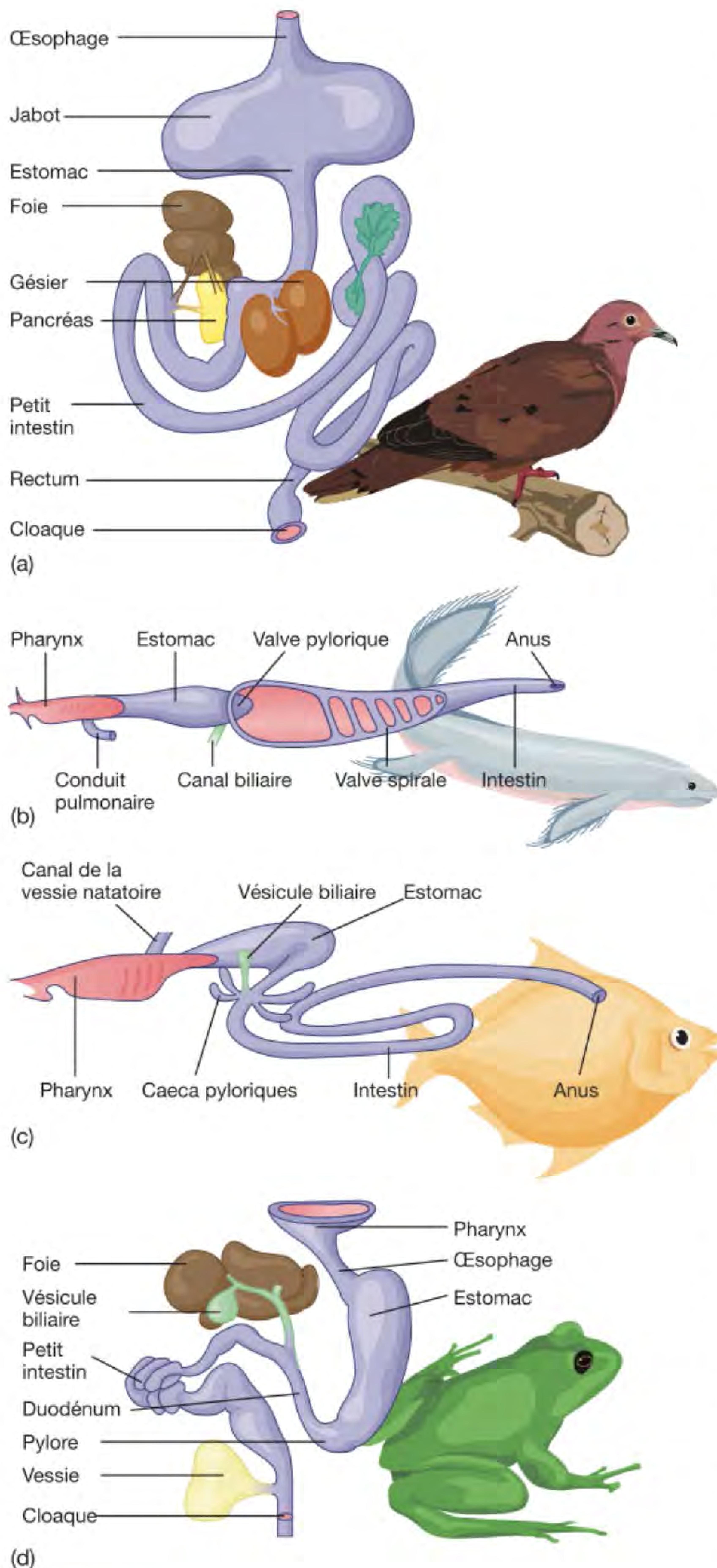



**FIGURE 27.8**

**Disposition des estomacs et intestins chez divers vertébrés.** (*a*) Pigeon. (*b*) Dipneuste. (*c*) Poisson téléostéen. (*d*) Grenouille.

Chez les ruminants, la partie supérieure de l'estomac comprend un compartiment volumineux, le **rumen (ou panse** N. d. T.), et un plus petit, le réticulum (ou bonnet N. d. T.). La partie inférieure comprend une antichambre, l'omasum, peu volumineuse et, au-dessous, l'estomac « vrai » ou abomasum (Figure 27.9). La nourriture pénètre d'abord dans le rumen, qui enferme les microorganismes. Aidés par de copieuses sécrétions de liquide (salivation très importante N. d. T.), la chaleur du corps, le brassage assuré par la musculature, les microorganismes digèrent partiellement la nourriture et la réduisent en une masse pulpeuse. Celle-ci progresse dans le réticulum à partir duquel elle est régurgitée sous la forme de « bol alimentaire » (L. *ruminare*, mastiquer le bol alimentaire). À ce stade, la nourriture est complètement mastiquée pour la première fois (l'animal mâche notamment les fibres végétales grossières qui n'ont pas pu être attaquées par les microorganismes). Elle passe à nouveau dans le rumen, sous une forme de consistance plus liquide. Une fois parfaitement liquide, elle quitte le réticulum, s'engage dans l'omasum puis dans l'abomasum, partie glandulaire de l'estomac. Elle est mise, pour la première fois, au contact des enzymes digestives et la digestion se poursuit.

## Caeca (« poches aveugles »)

Chez les ruminants, les microorganismes attaquent la nourriture avant la digestion gastrique, mais chez les herbivores non ruminants, l'action microbienne sur la cellulose intervient après. Les lapins, chevaux et rats digèrent la cellulose en hébergeant une population de microorganismes dans leur **caecum** (L. *caecum*, intestin aveugle) inhabituellement volumineux, poche aveugle qui se différencie à partir du colon (Figure 27.10). Le caecum étant localisé au-delà de l'estomac, la régurgitation de son contenu n'est pas possible. Quelques ruminants non herbivores, comme les souris et les lapins, amplifient l'efficience de leur système de digestion en ingérant une partie des fèces excrétées, de manière à ce que les bactéries puissent continuer leur travail et fournir les vitamines essentielles (cette réingestion est une forme de coprophagie et porte le nom de caecotrophie ; les fèces absorbées sont les crottes molles ou caecotrophes excrétées la nuit N. d. T.).

## Foies et vésicules biliaires (« organes accessoires »)

La vésicule biliaire, chez les vertébrés qui en ont une, est toujours associée au foie. Le foie fabrique la bile que la vésicule biliaire met en réserve. La **bile** est un liquide qui contient des sels biliaires et des pigments biliaires. Les sels biliaires jouent un rôle important dans la digestion des lipides bien que la bile n'ait pas d'activité enzymatique. Elle émulsifie les lipides ingérés, les fragmentant en petits globules (émulsification) à la surface desquels la lipase, enzyme qui catalyse spécifiquement leur hydrolyse, peut agir. Les pigments biliaires résultent de la phagocytose des globules rouges sanguins dans les poumons, le foie et la moelle rouge des os. La phagocytose est suivie du clivage de la molécule d'hémoglobine, de la libération du fer et de la conversion de la partie restante de la molécule en pigment rejeté dans la circulation. Les pigments sont ensuite extraits de la circulation par le foie et excrétés dans la bile sous forme de bilirubine (« bile rouge ») et de biliverdine (« bile verte »).

En raison de con importance dans la digestion des lipides, la vésicule biliaire est bien développée chez les carnivores et les vertébrés dont le régime inclut une part importante de lipides. Elle est réduite, voire absente chez les hématophages comme les lamproies et les animaux qui se nourrissent principalement de plantes (certains téléostéens, beaucoup d'oiseaux et les rats).

## Pancréas (« glandes exocrines et endocrines spécialisées »)

Tous les vertébrés ont un **pancréas** ; chez les lamproies et les dipneustes, toutefois, il est emballé dans la paroi de l'intestin et n'est

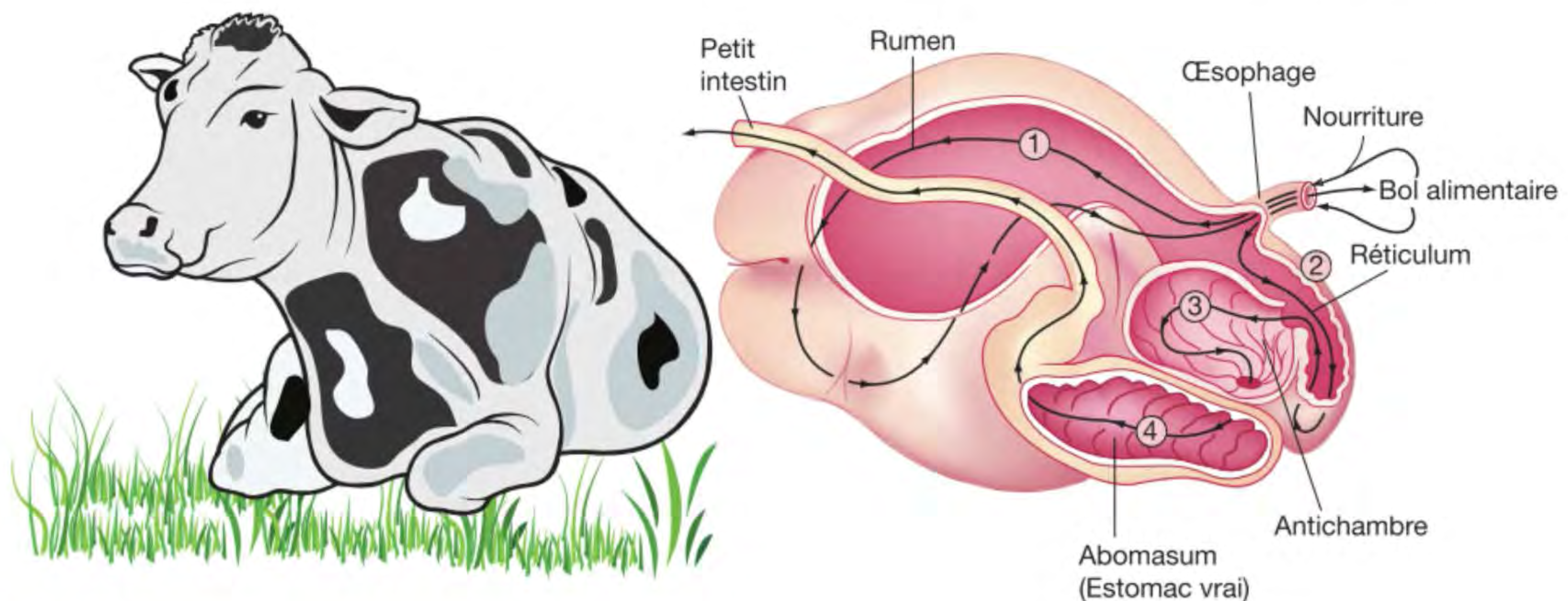



**FIGURE 27.9**

**Mammifère ruminant.** Estomac à quatre chambres d'une vache, où des microorganismes symbiotiques digèrent la cellulose. L'herbe avalée par un ruminant entre dans le rumen (1) où elle est partiellement digérée. Avant d'être engagée dans la deuxième chambre, le réticulum ; la nourriture est régurgitée et remâchée (bol alimentaire). La nourriture est ensuite transportée dans les deux chambres postérieures, l'antichambre (3) et l'abomasum (4). Seul l'abomasum sécrète le suc gastrique.

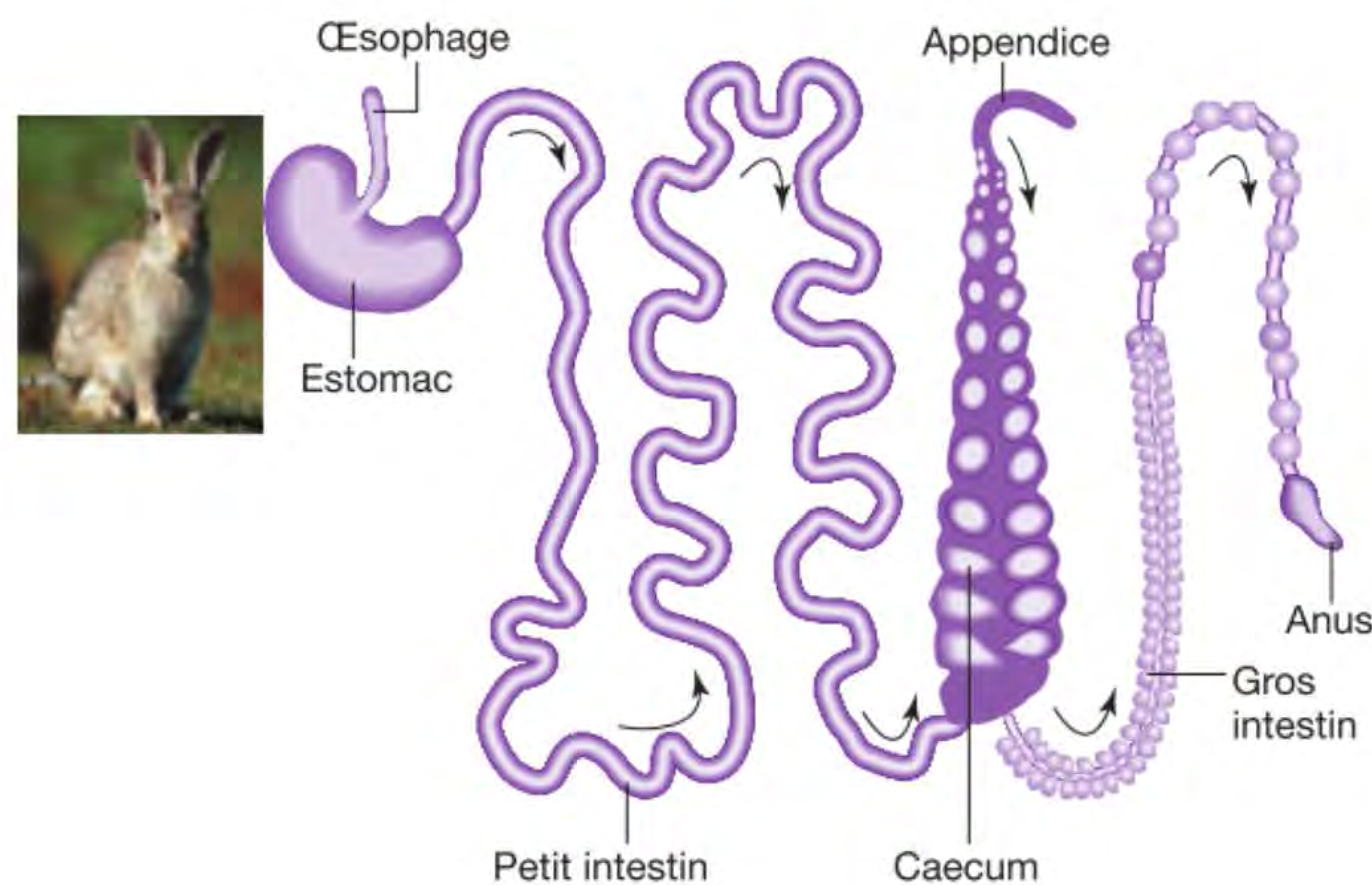



**FIGURE 27.10**

**Caecum développé d'un herbivore non ruminant, comme un lapin.** Le caecum renferme des microorganismes qui produisent des enzymes digestives (par exemple la cellulase qui assure la digestion de la cellulose). Les flèches noires indiquent le trajet suivi par la nourriture.

pas un organe visible. Les deux tissus, endocrine et exocrine, sont présents, mais la composition cellulaire est variable. Le liquide pancréatique, qui contient de nombreuses enzymes digestives, chemine dans un canal pancréatique qui le décharge dans le petit intestin.

## Intestins (« rupture et absorption »)

La configuration et les divisions des petit et gros intestins sont très variables au sein des vertébrés. Les intestins sont étroitement en relation avec le type de nourriture de l'animal, la taille du corps et les niveaux d'activité. Par exemple, les cyclostomes, les poissons chondrichthyens et les poissons osseux primitifs ont des intestins courts, pratiquement rectilignes qui s'étendent de l'estomac à l'anus (*voir Figure 27.8b*). Chez les poissons osseux supérieurs, l'intestin est plus long et commence à s'enrouler (*voir figure 27.8c*). L'intestin est de longueur modérée chez la plupart des amphibiens et les reptiles (*voir Figure 27.8d*). Chez les oiseaux et les mammifères, les intestins sont longs et offrent une plus grande surface interne que chez les autres tétrapodes (*voir Figure 27.8a*). Les oiseaux ont typiquement deux caeca et les mammifères ont un seul caecum au début du gros intestin. Ce dernier est plus long chez les mammifères que chez les oiseaux et il se vide dans un cloaque chez la plupart des vertébrés.

## Synthèse de la section 27.6

La langue de certaines grenouilles et salamandres est unique dans le sens où elle peut être rapidement projetée pour capturer un insecte. Les dents des omnivores sont spécialisées pour déchirer, râper, cisailler et broyer. Le mode de vie du ruminant a évolué chez des animaux qui ingurgitent rapidement de grandes quantités de nourriture et qui prennent le temps de la mastiquer en toute sécurité dans un site plus confortable.

***Comment certains vertébrés font-ils pour digérer la cellulose ?***

## 27.7 Le système digestif des mammaliens

### Compétences à acquérir

1. Préciser les processus clefs qui sont impliqués dans la digestion des aliments et l'absorption des nutriments chez les mammifères.
2. Décrire les rôles joués par les organes accessoires (glandes) dans la digestion d'un mammifère.

Les êtres humains, les porcs, les ours, les ratons laveurs et quelques autres mammifères sont omnivores. Le système digestif d'un omnivore a la capacité mécanique et chimique de traiter plusieurs types de nourriture. Les sections qui suivent détaillent le contrôle de la motilité gastro-intestinale, les principales régions du canal alimentaire et les organes accessoires de la digestion (Figure 27. 11).

Le processus de digestion des aliments et d'absorption des nutriments chez un mammifère comprend les phénomènes suivants :

1. Ingestion – l'acte de manger
2. Péristaltisme – les contractions musculaires involontaires et séquentielles qui font progresser les aliments ingérés le long du tractus digestif
3. Segmentation – brassage des contenus du tractus digestif
4. Sécrétion – libération d'hormones, d'enzymes, d'ions et de composés chimiques spécifiques qui prennent part à la digestion
5. Digestion – la conversion de particules alimentaires ou de molécules de grande taille en particules ou molécules de petite taille
6. Absorption – le passage des molécules de nutriments utilisables à travers la paroi du petit intestin dans le courant sanguin et le système lymphatique pour finalement être acheminées vers toutes les cellules du corps
7. Défécation – l'élimination du corps du matériel indigeste et non absorbé en tant que déchet


**Animation** Organes de la digestion


**Animation** Vue d'ensemble du système digestif

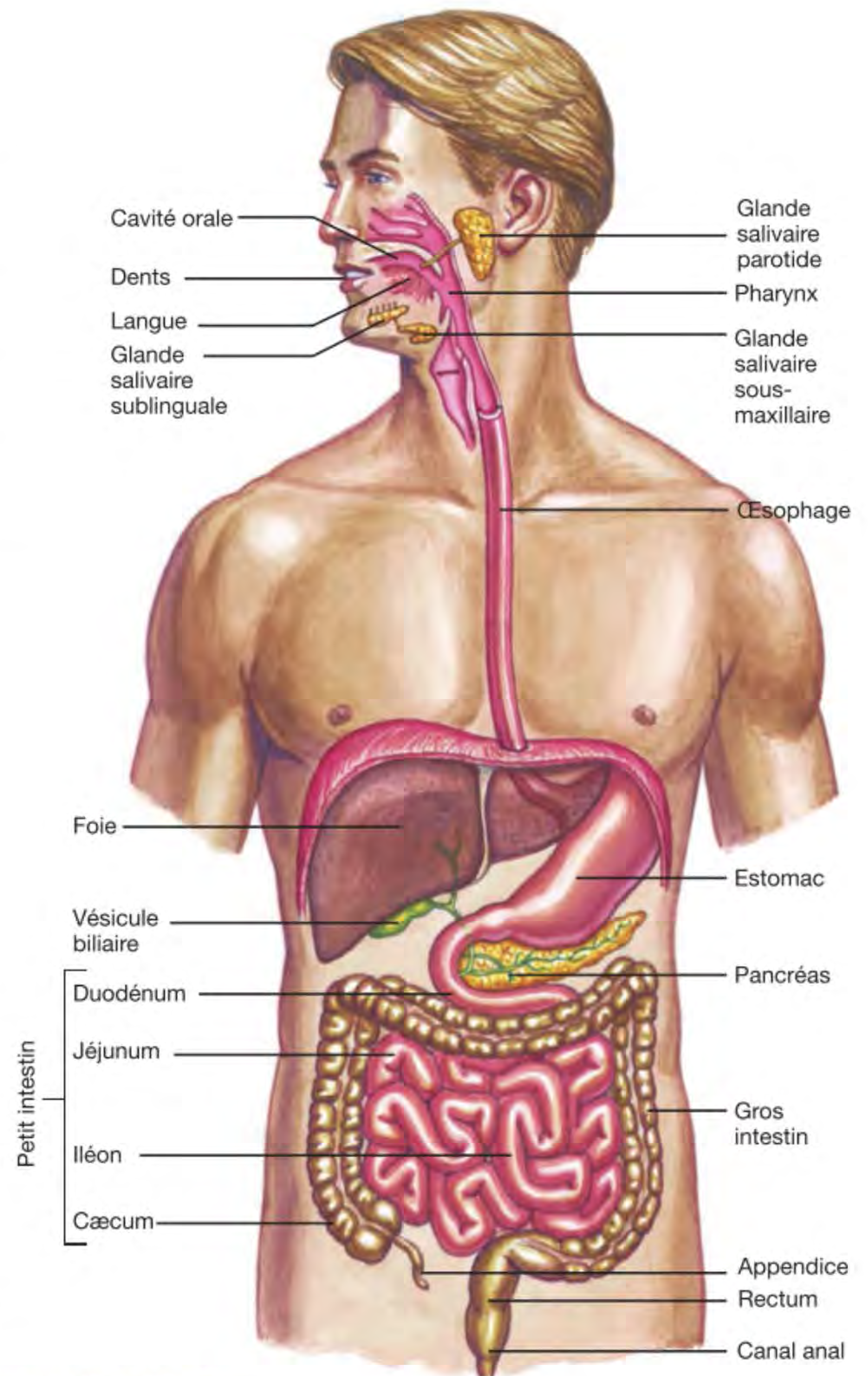



**FIGURE 27.11**

**Organes principaux et régions du système digestif humain.** La nourriture passe de la bouche à l'estomac à travers le pharynx et l'oesophage. De l'estomac, elle s'engage dans le petit intestin où la digestion se poursuit et où les nutriments sont absorbés et dirigés vers la circulation sanguine et lymphatique. Les restes de la nourriture progressent dans le gros intestin où l'eau est réabsorbée et les fèces se forment. Les fèces sont expulsées via le canal anal. Des organes accessoires sont impliqués dans la digestion : foie, pancréas et vésicule biliaire.

## Motilité gastro-intestinale et son contrôle

Comme pour tout organe ou tout système d'organes, la fonction du tractus gastro-intestinal est déterminée par les types de tissus qui le constituent. Le tractus gastro-intestinal des mammifères a, dans la majorité des cas, la même structure anatomique sur toute sa longueur (Figure 27.12). La paroi est limitée à l'extérieur par une séreuse, fine couche de tissu conjonctif. (La séreuse se présente sous la forme d'un feuillet épithélial appelé **péritonéum**. Le péritonéum borde la cavité abdominale du corps et recouvre tous les organes internes. L'espace qu'il englobe est le coelome). Sous la séreuse se localisent les couches musculaires lisses longitudinales puis circulaires. La sous-muqueuse qui fait suite est du tissu conjonctif qui renferme des vaisseaux sanguins et lymphatiques. La muqueuse, plus interne, entoure la cavité centrale appelée lumière.

Les contractions coordonnées des couches musculaires brassent et mélangent le matériel nutritif avec les sécrétions variées en même temps qu'il le fait progresser de la cavité orale au rectum. Les deux types de mouvement impliqués sont le péristaltisme et la segmentation.

Au cours du **péristaltisme** (Gr. *peri*, autour + *stalsis*, contraction), le bol alimentaire progresse quand les anneaux de musculature circulaire se contractent derrière lui et se relâchent en avant (Figure 27.13*a*). Le péristaltisme est comparable à la pression qu'on exerce sur un tube de pâte de dentifrice. Les anneaux de musculature circulaire des petit et gros intestins, en se contractant et se relâchant de façon répétée, créent un mouvement oscillatoire arrière-avant sur place appelé **segmentation** (Figure 27.13*b*). Ce mouvement mélange la nourriture avec les sécrétions digestives et augmente l'efficacité de l'absorption.

Des **sphincters** contrôlent également le flux de matériel dans le tractus gastro-intestinal et empêchent le reflux. Les sphincters sont des anneaux de muscle lisse ou squelettique situés au début

ou aux extrémités de régions spécifiques du tractus. Par exemple, le sphincter cardiaque est entre l'œsophage et l'estomac ; le sphincter pylorique entre l'estomac et le petit intestin.

Le contrôle de l'activité gastro-intestinale dépend du volume et de la composition de la nourriture présente dans la lumière du tube. La nourriture ingérée, par exemple, distend le tube et stimule des récepteurs mécaniques présents dans sa paroi. De plus, la digestion des glucides, lipides et protéines stimule des récepteurs chimiques. Les signaux émis par les stimuli mécaniques et chimiques sont propagés par les plexus nerveux de la paroi qui contrôlent la contraction musculaire à l'origine du péristaltisme et de la segmentation ainsi que la sécrétion de substances variées (mucus et enzymes par exemple) dans la lumière. En plus de ce contrôle local, des voies nerveuses sur longue distance connectent les récepteurs et les effecteurs au système nerveux central. L'intervention de l'une ou des

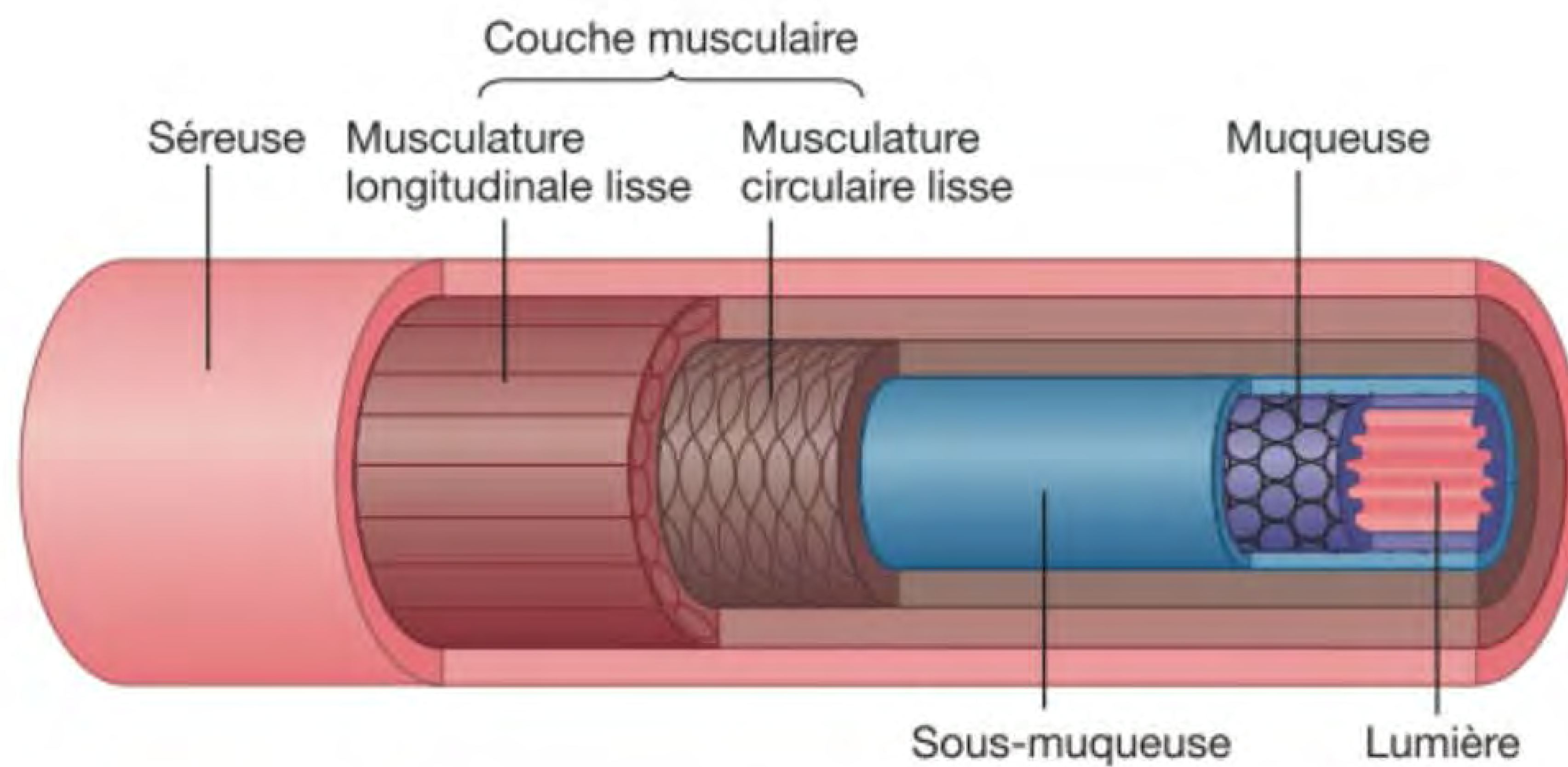



**FIGURE 27.12**

**Tractus gastro-intestinal des mammifères.** Couches de la paroi du tractus gastro-intestinal. La lumière centrale s'étend de la bouche à l'anus.

Les muscles circulaires contractent l'œsophage derrière la nourriture

Vague péristaltique

Bol alimentaire (masse de nourriture)

Œsophage

Les muscles longitudinaux se contractent, allongent la masse de nourriture et la poussent

Estomac

(a)

(b)

**FIGURE 27.13**

**Péristaltisme et segmentation.** (*a*) Les vagues péristaltiques (flèches noires) font progresser le bol alimentaire le long de l'œsophage vers l'estomac. (*b*) Au cours de la segmentation, des contractions musculaires simultanées de plusieurs sections de l'intestin (flèches bleues) favorisent le mélange des aliments avec les sécrétions digestives.

deux voies assure l'homéostasie au niveau de l'intestin. Les cellules endocrines du tractus gastro-intestinal produisent des hormones qui participent à la régulation de la sécrétion, de la digestion et de l'absorption.

## Cavité orale

Deux lèvres protègent la **cavité orale** (bouche). Les lèvres sont constituées d'un tissu musculaire squelettique richement vascularisé et renfermant de nombreuses extrémités nerveuses sensorielles. Les lèvres retiennent la nourriture pendant sa mastication et jouent un rôle dans la phonation (modification du son).

La cavité orale contient la langue et les dents (Figure 27.14). Les mammifères peuvent traiter mécaniquement une grande variété de nourritures parce que leurs dents sont recouvertes d'émail (le matériau le plus dur du corps) et parce que leurs mâchoires et leurs dents peuvent exercer une force puissante. La cavité orale est en permanence baignée par la **salive**, fluide riche en eau sécrétée par au moins trois paires de glandes. La salive mouille la nourriture, l'imprègne de mucines (glycoprotéines) et la transforme en une masse humidifiée appelée bol alimentaire. La salive contient aussi des ions bicarbonate ($HCO_3^-$) qui jouent le rôle de tampon, les ions thiocyanate ($SCN^-$) et le lysozyme qui détruisent les microorganismes. Elle contient également une enzyme, l'amylase salivaire, qui initie la digestion des polymères glucidiques.

## Pharynx et œsophage

Le Chapitre 26 a précisé comment l'air, la nourriture ingurgitée et les liquides progressaient de la bouche au **pharynx** (Gr. « la gorge ») – la voie de passage commune et d'accès à la fois aux tractus digestif et respiratoire. L'épiglotte ferme temporairement l'ouverture de la trachée (glotte) de manière à ce que la nourriture ne puisse s'engager dans la trachée pendant la déglutition. L'initiation de la déglutition peut être volontaire, mais la plupart du temps c'est un réflexe, donc involontaire. Quand la déglutition commence, des contractions successives et involontaires des muscles lisses de la paroi de l'**œsophage** (Gr. *oisophagos*, transporter la nourriture) propulsent le bol alimentaire ou le liquide vers l'estomac. Ni le pharynx ni l'œsophage n'interviennent dans la digestion.

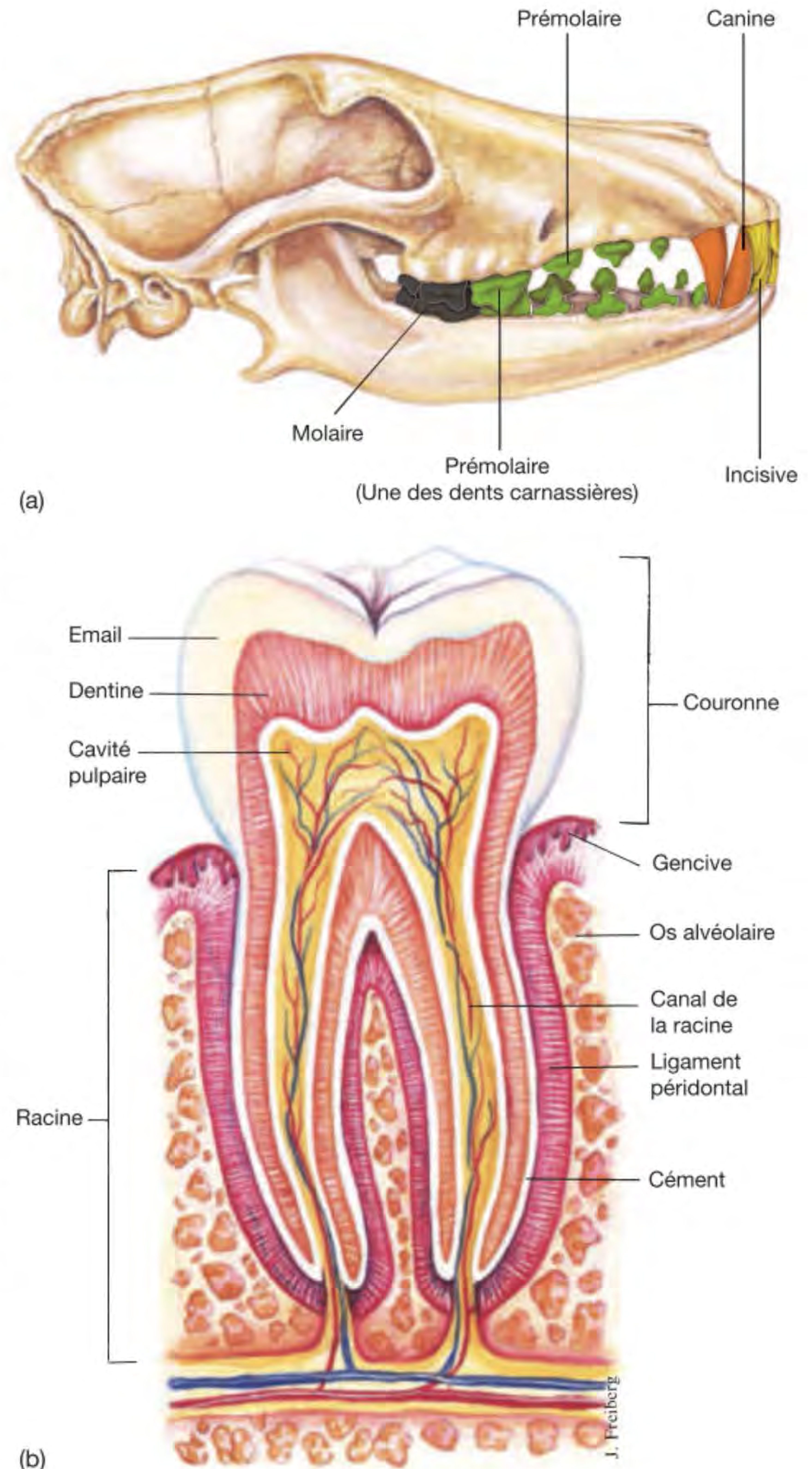



**FIGURE 27.14**

**Dents.** (*a*) Les dents d'un carnivore, comme le loup, sont spécialisées pour couper, perforer, déchirer et broyer la chair animale. (*b*) Anatomie d'une dent typique de mammifère.

## Estomac

L'**estomac** des mammifères est un sac musculaire, extensible qui assure trois fonctions. Il (1) stocke et mixe le bol alimentaire en provenance de l'oesophage (2) sécrète des substances (enzymes, mucus et acide chlorhydrique HCl) qui démarrent la digestion des protéines et (3) aide à contrôler la vitesse à laquelle la nourriture s'engage dans le petit intestin à travers le sphincter pylorique (Figure 27.15*a*).

La paroi de l'estomac comprend une muqueuse qui contient des milliers de glandes gastriques (Figure 27.15*b*). Les glandes sont, elles-mêmes, structurées autour de trois types cellulaires. Les cellules **pariétales** sécrètent une solution contenant de l'HCl et les **cellules principales** sécrètent le pepsinogène, précurseur de l'enzyme pepsine. Ces deux types cellulaires sont localisés dans les puits des glandes gastriques. La surface de la muqueuse, au niveau de l'ouverture des glandes, contient de nombreuses **cellules à mucus** qui produisent le mucus qui revêt la surface de l'estomac et la protège de l'acidité et des enzymes digestives. Les surfaces de la partie supérieure du tractus digestif – œsophage et bouche – sont revêtues d'une couche de mucus plus fine que celle de l'estomac, ce qui explique la sensation de brûlure ressentie dans l'œsophage et la bouche lors du vomissement. Des cellules endocrines, localisées dans une partie de la muqueuse gastrique, libèrent une hormone, la gastrine, véhiculée vers des cellules cibles des glandes gastriques qu'elle stimule.



**Animation**
**Trois phases de la sécrétion gastrique**

Quand le bol alimentaire est introduit dans l'estomac, il en distend les parois. Cette distension, ainsi que l'acte de manger, provoque la sécrétion d'HCl (sous la forme $H^+$ et $Cl^-$) et de pepsinogène par les cellules des puits ou cryptes gastriques. Les ions $H^+$ convertissent le pepsinogène en pepsine active. La pepsine, mélangée au

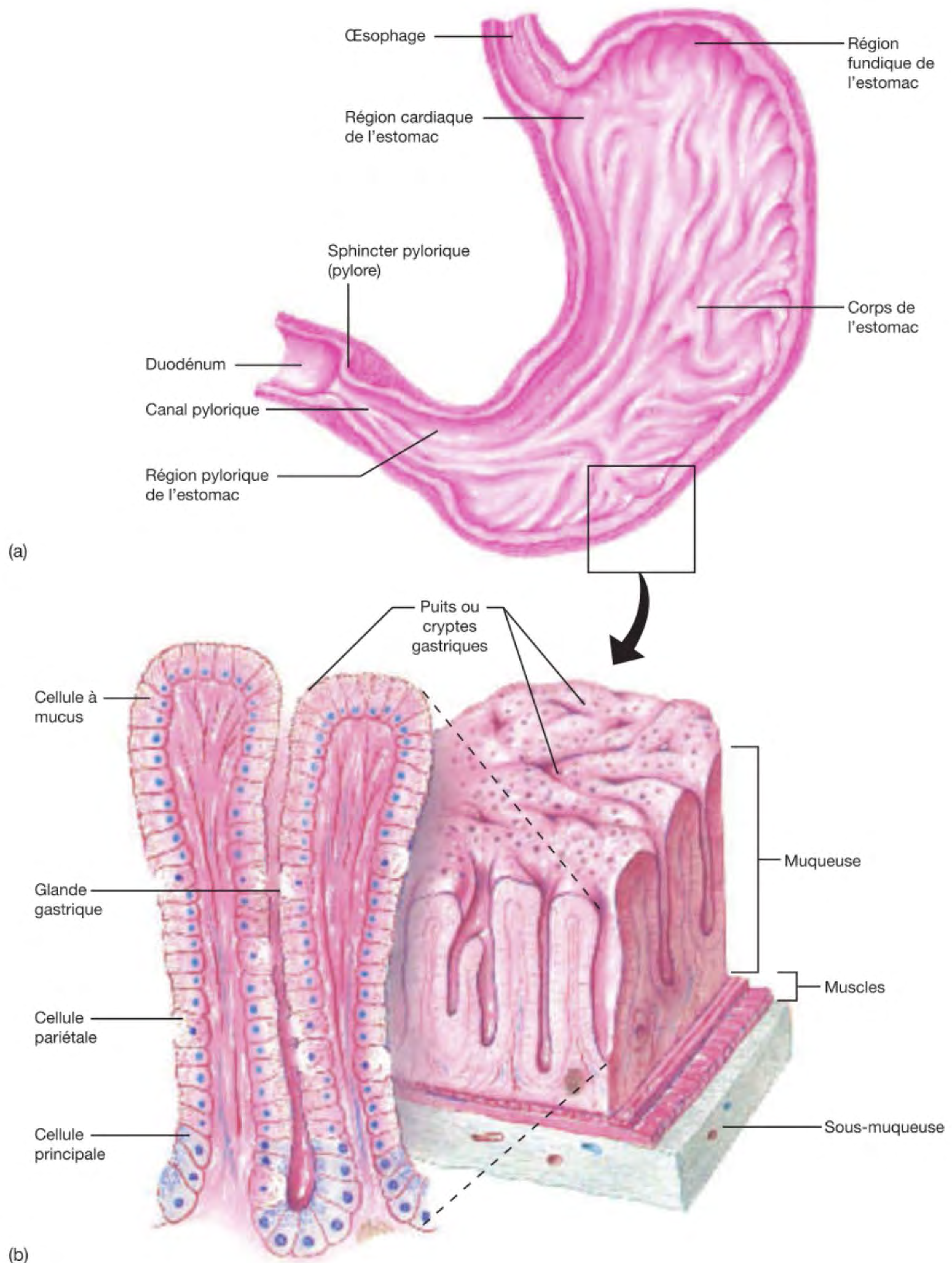



**FIGURE 27.15**

**Estomac.** (*a*) La nourriture arrive dans l'estomac par l'œsophage. (*b*) Les glandes gastriques forment la muqueuse de l'estomac et comprennent des cellules à mucus, des cellules pariétales et des cellules principales. Chaque type produit une sécrétion différente.

mucus et à HCl, débute le clivage (l'hydrolyse) des protéines, les muscles lisses de la muqueuse se contractent et brassent vigoureusement le bol alimentaire. Trois à quatre heures après un repas, le contenu stomacal est suffisamment brassé et forme une masse semi-liquide appelée **chyme** (Gr. *chymos*, jus). Le sphincter pylorique régule le transit du chyme vers le petit intestin.

Quand l'estomac s'est vidé, les vagues péristaltiques cessent ; toutefois, après environ 10 heures de jeûne, de nouvelles vagues peuvent s'installer dans la région supérieure de l'estomac. Ces vagues peuvent être la cause des « tiraillements ou crampes d'estomac » lorsque des fibres nerveuses sensitives transmettent des impulsions au cerveau.

## Petit intestin : site principal de digestion

La majeure partie de la nourriture ingérée par un mammifère est digérée et absorbée dans le **petit intestin**. Le petit intestin humain (intestin grêle N. d. T.) a environ 4 cm de diamètre et 7 à 8 m de long (*voir Figure 27.11*). En ce qui concerne la longueur, il se situe entre les petits intestins des carnivores typiques et ceux des herbivores de taille similaire et reflète ainsi les habitudes omnivores des humains. La longueur du petit intestin est directement en relation avec la surface interne totale d'absorption des nutriments, laquelle est amplifiée par les nombreux plis circulaires et les minuscules projections qu'ils forment (Figure 27.16*a*). Les plis transversaux portent des milliers de projections en forme de doigts de gants appelées **villosités** (L. *villus*, touffe de poils) par centimètre carré de muqueuse (Figure 27.16*b*, *c*) (environ 10 millions de villosités N. d. T.). Les cellules columnaires de l'épithélium intestinal (entérocytes N. d. T.), qui bordent les plis et les villosités, ont la membrane hérissée de nombreuses microvillosités (Figure 27.16*d*). La densité de ces projections est telle que la surface interne totale du petit intestin humain est approximativement de 300 m$^2$ – soit la superficie d'un court de tennis. (La surface interne de l'intestin est 600 fois plus grande que sa surface externe (N. d. T.).

La première partie du petit intestin, le duodénum, intervient principalement dans la digestion. La partie suivante est le jéjunum et la dernière partie, l'iléum (iléon). Jéjunum et iléon sont impliqués dans l'absorption des nutriments.

Le duodénum contient de nombreuses enzymes digestives que des glandes intestinales de la muqueuse duodénale sécrètent. Le pancréas sécrète d'autres enzymes. (N. d. T. Ceci est la traduction littérale du texte, mais mérite une mise au point. Les glandes exocrines de la muqueuse intestinale, glandes ou cryptes de Lieberkühn, glandes de Brenner, sécrètent le suc intestinal. C'est un liquide riche en eau et en mucus, mais dépourvu d'enzymes. Les enzymes intestinales ne sont pas sécrétées dans la lumière, mais sont ancrées dans la membrane apicale des cellules épithéliales. Les enzymes trouvées dans la lumière duodénale proviennent donc essentiellement du pancréas. Toutefois, il ne faut pas exclure la présence d'une petite fraction libérée par des cellules intestinales en cours de destruction). Dans le duodénum, la digestion des glucides et des protéines est complétée et la plupart des lipides sont digérés. Le jéjunum et l'iléon absorbent les produits terminaux de la digestion (acides aminés, sucres simples, acides gras, glycérol, nucléotides, eau). L'absorption se fait en grande partie par transport actif. (N. d. T. C'est, en fait, un transport actif secondaire qui utilise l'énergie des gradients sodiques établis par la pompe $Na^+$–$K^+$. Le transporteur membranaire assure le cotransport $Na^+$–nutriment, acide aminé ou ose par exemple. Il y a diffusion facilitée du $Na^+$ et transport actif du nutriment). Les sucres et les acides aminés sont absorbés dans les capillaires sanguins des villosités. Les acides gras pénètrent dans les cellules épithéliales où ils se combinent à du glycérol pour former des triglycérides. Les triglycérides sont associés à des protéines et leur ensemble constitue des petites gouttelettes lipoprotéiques appelées **chylomicrons**, qui sont transférées aux lactéales (chylifères) des villosités (Figure 27.16*d*). Les chylomicrons gagnent ensuite les lymphatiques et éventuellement le courant sanguin pour être distribués dans tout l'organisme.

Le petit intestin absorbe également l'eau et les ions minéraux dissous. Il absorbe environ 9 litres d'eau par jour et le gros intestin absorbe le reste.


**Animation** Absorption des nutriments et de l'eau


**Animation** Action enzymatique et hydrolyse du sucrose

## Gros intestin

Contrairement au petit intestin, le gros intestin (ou colon) est dépourvu de replis circulaires, de villosités et de microvillosités. La surface interne est donc plus petite. Le petit intestin rejoint le gros intestin au niveau d'un sac à extrémité aveugle, le **caecum** (L. *caecum*, intestin aveugle) (*voir Figure 27.11*). Le caecum humain et son prolongement, l'**appendice** (L. *appendere*, s'accrocher) sont des sites de stockage et représentent probablement les restes évolutifs d'un caecum plus grand et fonctionnel, tel celui des herbivores (*voir Figure 27.10*). L'appendice renferme un tissu lymphoïde et fait donc partie du système immunitaire (c'est un organe lymphoïde secondaire N. d. T.). Les fonctions principales du gros intestin sont la réabsorption de l'eau, des sels minéraux et la formation et le stockage des fèces. En même temps que les vagues péristaltiques font progresser les résidus de la digestion le long du gros intestin, les minéraux diffusent ou sont activement transportés à travers la surface épithéliale vers le courant sanguin. L'eau suit par osmose et retourne au système lymphatique et au sang. Quand la réabsorption de l'eau est insuffisante, il y a diarrhée (Gr. *rhein*, flux). Si la réabsorption de l'eau est trop importante, il y a constipation.

Beaucoup de bactéries et de champignons vivent en symbiose dans le gros intestin. Ils se nourrissent aux dépens des résidus alimentaires dont ils dégradent les molécules organiques en produits de déchets. En retour, ils élaborent et sécrètent des acides aminés et de la vitamine K qui sont absorbés par l'hôte. Ce qui reste – fèces – est un mélange de bactéries, champignons, fibres végétales non digérées, cellules intestinales détachées, et autres produits de déchets.

## Rôle du pancréas dans la digestion

Le **pancréas** (Gr. *pan*, tout + *kreas*, chair), situé ventralement à l'estomac, est, comme nous l'avons déjà écrit, un organe à la fois exocrine et endocrine. Les cellules exocrines libèrent les enzymes digestives dans un canal excréteur qui s'associe à l'extrémité du canal hépatique pour déboucher dans le duodénum. Les enzymes pancréatiques complètent la digestion des glucides, des protéines et débutent celle des lipides. Trypsine, carboxypeptidase et chymotrypsine hydrolysent les protéines en petits peptides et acides aminés. Les lipases pancréatiques clivent les triglycérides en glycérol et acides gras absorbables. L'amylase pancréatique convertit les polysaccharides en disaccharides et monosaccharides. Le Tableau 27.6 fait un récapitulatif des glandes principales, des sécrétions et des enzymes du système digestif des mammifères.

Le pancréas produit également des ions bicarbonate ($HCO_3^-$) qui neutralisent l'acidité du chyme gastrique. Ils élèvent le pH de 2 à 7 ce qui optimise l'activité des enzymes pancréatiques qui, dans le cas contraire, seraient inefficaces.

## Rôle du foie et de la vésicule biliaire dans la digestion

Le **foie**, le plus grand organe interne du corps des mammifères, est situé sous le diaphragme (*voir Figure 27.11*). Dans le foie, des millions de cellules spécialisées ou hépatocytes récupèrent les nutriments absorbés au niveau intestinal et les entraînent dans diverses réactions métaboliques assurant ainsi de très nombreuses fonctions que l'on peut ainsi résumer :

1. Désaminations de composés organiques.
2. Synthèse de l'urée à partir des protéines et conversion des acides aminés en excès en urée pour diminuer les niveaux d'ammoniac

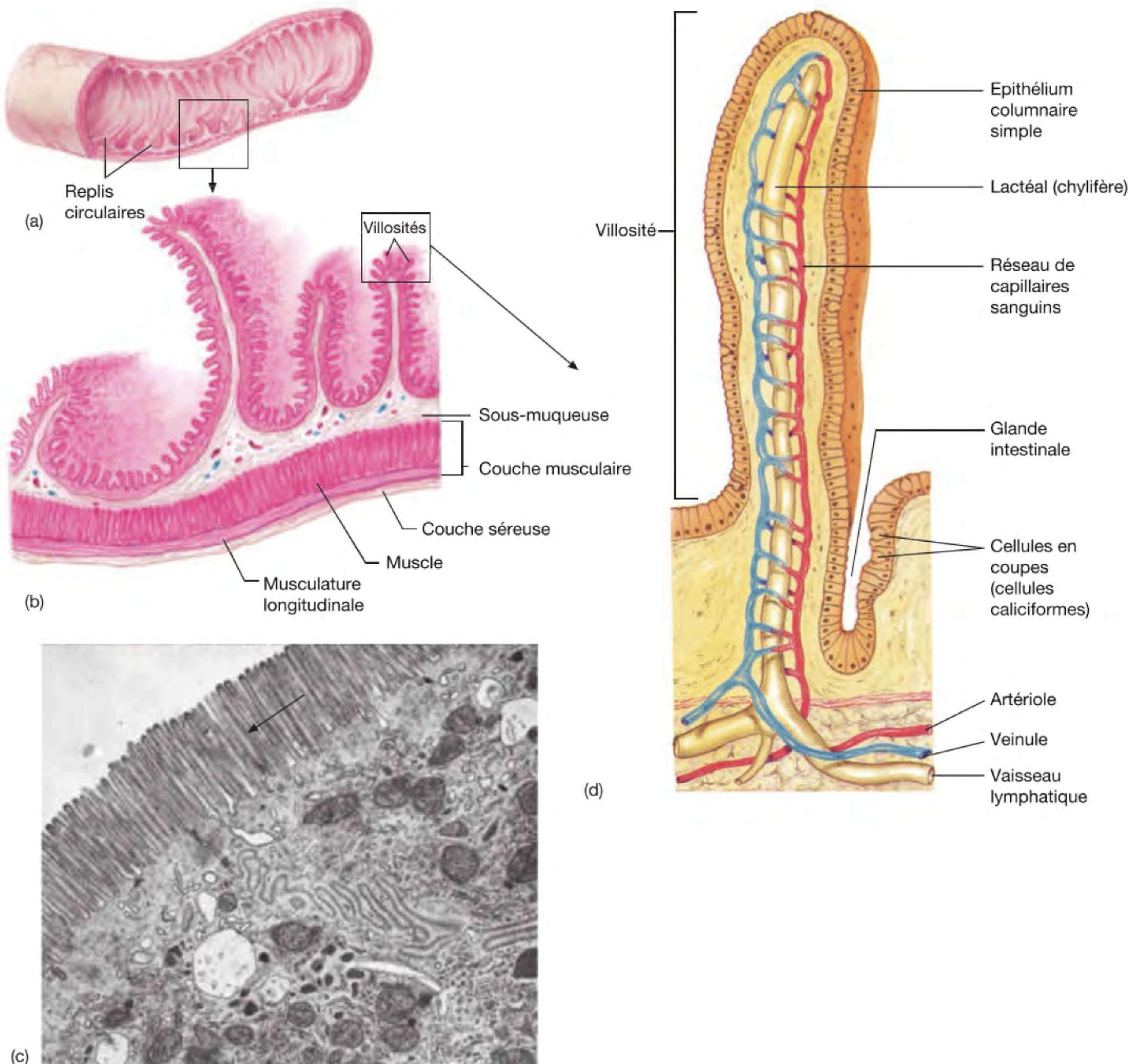



**FIGURE 27.16**

**Petit intestin (intestin grêle).** Le petit intestin absorbe les nutriments sur une grande surface d'échange. (*a*) La bordure interne de l'intestin présente de nombreux replis circulaires. (*b*, *d*) Des villosités en doigts de gant se projettent dans la lumière. Une villosité contient un réseau central de capillaires et un lactéal (chylifère) lymphatique, les deux transportant les nutriments absorbés en provenance de la lumière. (*c*) la membrane plasmique des cellules épithéliales columnaires qui limitent les villosités est plissée en nombreuses microvillosités (flèche) qui augmentent la surface faisant face à la lumière.

3. Synthèse de la plupart des protéines plasmatiques, production des érythrocytes chez le fœtus, destruction des érythrocytes usés et synthèse des agents de la coagulation comme la prothrombine et le fibrinogène.
4. Synthèse d'acides aminés non essentiels.
5. Conversion du galactose et du fructose en glucose.
6. Oxydation des acides gras.
7. Formation des lipoprotéines, cholestérol et phospholipides (composés essentiels de la membrane cellulaire).
8. Conversion des glucides et des protéines en lipides.
9. Modification des produits de déchets, des drogues toxiques, et des poisons (détoxification).
10. Synthèse de la vitamine A et, avec les reins, participation à l'activation de la vitamine D.
11. Maintien d'une température corporelle stable en augmentant la température du sang qui le traverse. Ses nombreuses activités métaboliques font du foie l'organe majeur de production de chaleur du corps d'un mammifère.

**TABLEAU 27.6**
**Principales glandes digestives, sécrétions et enzymes des mammifères**

| LIEU DE DIGESTION | SOURCE | SECRETION | ENZYME | FONCTION(S) DIGESTIVE(S) |
|---|---|---|---|---|
| Bouche | Glandes salivaires | Salive | Amylase salivaire (1) | Débute la digestion des glucides ; est inactivée par HCl gastrique |
| | Glandes à mucus | Mucus | / | Lubrifie le bol alimentaire |
| Œsophage | Glandes à mucus | Mucus | / | Lubrifie le bol alimentaire |
| Estomac | Glandes gastriques | Suc gastrique | Lipase | Digère les lipides en acides gras et glycérol |
| | | | Pepsine | Digère les protéines en polypeptides |
| | Muqueuse gastrique | HCl | / | Convertit le pepsinogène en pepsine active ; tue les microorganismes |
| | Glandes à mucus | Mucus | / | Lubrifie |
| Petit intestin | Foie | Bile | / | Emulsifie les lipides ; active la lipase |
| | Pancréas | Suc pancréatique | Amylase | Digère l'amidon en maltose |
| | | | Chymotrypsine | Digère les protéines en peptides et acides aminés |
| | | | Lipase | Digère les lipides en acides gras et glycérol (requiert les sels biliaires) |
| | | | Nucléase | Digère les acides nucléiques en nucléotides |
| | | | Trypsine | Digère les protéines en peptides et acides aminés |
| | Glandes muqueuses | Suc intestinal (mucus) | / | Lubrifie |
| | Epithélium intestinal | | Entérokinase | Convertit le trypsinogène inactif en trypsine active |
| | | | Lactase | Digère le lactose en glucose et galactose |
| | | | Maltase | Digère le maltose en glucose |
| | | | Peptidase | Digère les polypeptides en acides aminés |
| | | | Sucrase | Digère le sucrose en glucose et fructose |
| Gros intestin | Glandes muqueuses | Mucus | | Lubrifie |

(N. d. T Les digestions catalysées par les différentes enzymes, sont, plus précisément, des hydrolyses ; les enzymes digestives sont des hydrolases)

12. Fabrication des sels biliaires, utilisés dans le petit intestin pour l'émulsification et l'absorption des lipides simples, du cholestérol, des phospholipides et des lipoprotéines.
13. Organe principal de stockage. Le foie met en réserve le glucose sous la forme de glycogène et, sous contrôle du glucagon (et d'autres hormones hyperglycémiantes N. d. T.) et d'enzymes, convertit en retour le glycogène en glucose en cas de besoin. Le foie stocke également les vitamines liposolubles (A, D, E et K), les minéraux et le fer. Il peut également stocker des acides gras et des acides aminés et les convertir en glucose si nécessaire (néoglucogenèse N. d. T.).

La **vésicule biliaire** (L. *galbinus*, jaune verdâtre) est un petit organe proche du foie (*voir Figure 27.11*). Elle stocke la bile, liquide verdâtre que les hépatocytes produisent en continu. La bile est très alcaline et contient des pigments (biliverdine et bilirubine), du cholestérol, des lécithines, des mucines, et des sels biliaires qui agissent comme détergents et émulsifient les lipides (les fragmentent en gouttelettes en suspension dans l'eau), facilitant ainsi leur digestion et leur absorption. (Se rappeler que les lipides sont insolubles dans l'eau). Les sels biliaires se combinent aussi avec les produits terminaux de la digestion des lipides pour former des micelles. Les **micelles** sont des agrégats lipidiques (acides gras et glycérol) entourés d'un manteau de sels biliaires. De petite taille, elles peuvent traverser les microvillosités de l'épithélium intestinal.

## Synthèse de la section 27.7

Les processus impliqués dans la digestion des aliments et l'absorption des nutriments chez les mammifères sont : ingestion, péristaltisme, segmentation, sécrétion, digestion, absorption et défécation. La digestion est assurée par les enzymes de l'estomac, du pancréas et de l'épithélium intestinal, mais implique également les sels biliaires produits par le foie et libérés par la vésicule biliaire.

***Pourquoi les lipides ne nécessitent-ils pas de transporteurs pour traverser l'épithélium intestinal ?***

## Résumé

**27.1 Évolution de la nutrition**
La fonction de nutrition regroupe tous les processus par lesquels un animal prend la nourriture, la digère, l'absorbe, la stocke et utilise les nutriments pour satisfaire les besoins de son métabolisme. La digestion est la fragmentation mécanique et chimique de la nourriture en petites particules susceptibles d'être assimilées par les cellules de l'organisme.

**27.2 Les destins métaboliques des aliments**
Des pertes de capacités biosynthétiques ont marqué l'évolution animale. Cela a conduit à la mise en place des types nutritionnels suivants : insectivores, herbivores, carnivores et omnivores. Les aliments qu'un hétérotrophe ingère se répartissent en macroaliments et microaliments
Les macroaliments sont nécessaires en grandes quantités et comprennent les glucides, les lipides et les protéines. Les microaliments sont indispensables en petites quantités et comprennent les vitamines et les minéraux.

**27.3 Digestion**
Deux types de digestion existent : intra cellulaire et extracellulaire. Les animaux de grande taille ont des organes spécialisés pour la digestion.

**27.4 Stratégies animales de capture et d'utilisation de la nourriture**
Seuls quelques protistes et animaux peuvent absorber la nourriture directement du milieu environnant. Pour beaucoup d'autres s'alimenter nécessite un certain travail.
Diverses spécialisations ont évolué pour permettre aux animaux de se procurer leur nourriture. Parmi elles on peut citer la prise continue ou discontinue de celle-ci, la nutrition suspensivore, la nutrition dépositivore, l'herbivorie, la prédation, l'absorption par la surface (osmotrophie) et la nutrition de liquides.

**27.5 Diversité des structures digestives : invertébrés**
L'évolution et la structure du système digestif chez les différents groupes d'invertébrés (comme chez les vertébrés) sont les reflets de leurs habitudes alimentaires, de leur taux de métabolisme et de leur taille.

**27.6 Diversité des structures digestives : vertébrés**
Le système digestif des vertébrés est un système à une voie, unidirectionnel, qui conduit de la bouche à l'anus en passant par le pharynx, l'oesophage, l'estomac, le petit intestin, le gros intestin et le rectum.

**27.7 Le système digestif des mammaliens**
Les contractions coordonnées de la couche musculaire du tractus gastro-intestinal mélangent la nourriture avec les diverses sécrétions et la font progresser de la cavité orale au rectum. Les deux types de mouvement impliqués sont la segmentation et le péristaltisme.
La majeure partie de la digestion se déroule dans la portion duodénale du petit intestin. Les produits de la digestion (nutriments) sont absorbés dans le jéjunum et l'iléon. Dans le processus de digestion, la bile que le foie sécrète solubilise les lipides.
Le foie assure de nombreuses fonctions. Il contrôle le destin de molécules nutritives nouvellement synthétisées, stocke l'excès de glucose sous forme de glycogène, synthétise beaucoup de protéines plasmatiques et convertit les déchets azotés et autres déchets en une forme que les reins peuvent excréter.
Le gros intestin a une faible activité digestive et d'absorption des nutriments. Son rôle principal est d'absorber l'eau, de compacter le matériel résiduel de la digestion et d'héberger des microorganismes.

## Questions de révision sur les concepts

1. Lesquels des animaux suivants possèdent un système digestif incomplet ?
   a. échinodermes
   b. annélides
   c. vers plats
   d. arthropodes
   e. mollusques
2. Les ruminants ont besoin de plusieurs chambres stomacales pour digérer
   a. amidon.
   b. protéines.
   c. cellulose.
   d. lignine.
   e. enzymes.
3. Chez un rouge-gorge, l'organe musculaire digestif dans lequel la nourriture est écrasée en petits morceaux est le ou la
   a. cloaque.
   b. lumière.
   c. estomac.
   d. jabot.
   e. gésier.
4. Lequel des organes suivants du système digestif est différent des quatre autres, car il
5. NE PRODUIT PAS de sécrétion qui participe au processus digestif ?
   a. Glande salivaire
   b. Pancréas
   c. Foie
   d. Estomac
   e. Oesophage
6. Laquelle des vitamines suivantes intervient dans la formation d'un caillot sanguin ?
   a. A
   b. E
   c. K
   d. D
   e. C

## Questions d'analyse et d'application

1. Quels sont les avantages de la digestion ? N'aurait-il pas été plus simple pour un vertébré d'absorber les glucides, lipides et protéines de la nourriture et de les utiliser sans les casser au préalable ?
2. Quelles purent être quelques-unes des pressions sélectives exercées sur les animaux qui ont conduit à l'internalisation des systèmes digestifs ?
3. Beaucoup d'enzymes digestives sont produites dans le pancréas et libérées dans le duodénum. Pourquoi, alors, l'estomac des mammifères a-t-il acquis la capacité de synthétiser du pepsinogène ?
4. Les êtres humains végétariens, contrairement aux herbivores vrais, n'ont pas de chambres spécialisées pour la fermentation. Pourquoi ?
5. Précisez le devenir d'un hamburger de la bouche à l'anus, en identifiant les sites et les mécanismes de la digestion et de l'absorption.

# 28

# Régulation de la température et du fluide corporel



## Plan du chapitre



La température et la quantité d'eau présentent d'importantes variations dans les différents environnements terrestres et la chaleur produite dans les muscles est alors perdue, passe du thorax à l'abdomen, puis est dissipée dans l'environnement. Dans les régions polaires, les hautes chaînes montagneuses et les océans profonds, la température reste autour ou sous 0 °C (32 °F) tout le long de l'année. Des températures supérieures à 40 °C (103 °F) sont communes dans les déserts équatoriaux. Entre ces deux extrêmes, dans les régions tempérées, les températures fluctuent largement. Les régions tempérées disposent de quantités variables d'eau ainsi que des habitats différents – eau douce, eau salée, marais, montagnes et prairies.

Les animaux ont colonisé avec succès ces différents habitats grâce à la mise en jeu de mécanismes homéostatiques leur permettant de maintenir relativement constant leur milieu intérieur en dépit des fluctuations de l'environnement externe. Ce chapitre traite trois systèmes homéostatiques séparés, tout en étant en relation et qui permettent aux animaux de survivre aux variations de température, à la disponibilité en eau et à la salinité (concentration en sels) des milieux sur terre. Le système thermorégulateur maintient la température du corps de l'animal et/ou répond aux variations de la température environnementale. Le système osmorégulateur maintient la quantité d'eau et la concentration des sels dans le corps. Enfin, le système urinaire élimine les déchets métaboliques et fonctionne également dans l'osmorégulation.

## 28.1 Homéostasie et régulation de la température

### Compétences à acquérir

1. Préciser pourquoi les fonctions physiologiques d'un animal sont liées à la température de son corps.
2. Comparer et mettre en évidence les différences entre ectothermes (poïkilothermes) et endothermes.
3. Expliquer la signification adaptative du rete mirabile d'un poisson.

La température d'une cellule vivante affecte le taux et la vitesse de ses processus métaboliques. Un animal peut grandir plus rapidement et répondre plus rapidement à son environnement si ses cellules sont « gardées au chaud ». En réalité, les zoologistes croient que la capacité de certains animaux à maintenir une température du corps constante (homéostasie) et relativement élevée est la raison majeure de leur succès évolutif. Cette capacité à contrôler la température du corps est la **thermorégulation** (« contrôle de la chaleur ») et implique les systèmes nerveux, endocrine, respiratoire et circulatoire des animaux supérieurs.

### L'impact de la température sur la vie animale

Chaque fonction qu'accomplit un animal est, de façon incontournable, en relation avec la température, car le métabolisme est sensible aux changements de la température interne. Ainsi, la température a été une source de pression sélective qui s'est exercée sur tous les

animaux. Le taux de respiration cellulaire augmente avec la température jusqu'à un certain point. Quand la température dépasse la valeur optimale à laquelle les enzymes catalysent le plus efficacement les réactions chimiques, les taux déclinent, car les enzymes se dénaturent. Les interactions chimiques responsables de leur configuration tridimensionnelle sont rompues. En conséquence, l'évolution des enzymes a conduit à sélectionner des molécules dont les optima de température correspondent à ceux des habitats occupés par les animaux. Par exemple, une enzyme digestive de truite est pleinement efficace à 10 °C alors que l'enzyme qui catalyse la même réaction dans le corps humain a une activité maximale à 37 °C. Des températures élevées provoquent une dénaturation des nucléotides dans les acides nucléiques, des températures basses peuvent entraîner des changements dans la fluidité des membranes, un passage à un état solide, figé qui perturbe de nombreux processus cellulaires, l'activité des pompes dans les transports actifs notamment.

Les animaux restent vigilants sur les effets dommageables occasionnés par les fluctuations de la température en équilibrant les gains et les pertes de chaleur avec leur environnement.

## Gains et pertes de chaleur

Les animaux produisent de la chaleur en tant que sous-produit de leur métabolisme et en gagnent ou en perdent par rapport à leur environnement. La température totale du corps est donc une résultante qui peut s'exprimer ainsi :

Température du corps = chaleur produite métaboliquement
+ chaleur fournie par l'environnement
− chaleur perdue, cédée à l'environnement

Les animaux utilisent quatre processus physiques pour échanger de la chaleur avec leur environnement : conduction, convection, évaporation et radiation rayonnement (Figure 28.1). La **conduction** est le transfert direct d'un mouvement thermique (déplacement de chaleur) entre les molécules de l'environnement et celles présentes à la surface du corps d'un animal. Ce transfert s'effectue toujours d'une aire de température élevée vers une aire de température qui l'est moins, car la chaleur se déplace dans le sens de gradients thermiques. Ainsi, vous êtes assis sur un sol froid, vous perdez de la chaleur alors qu'assis sur du sable chaud, vous en gagnez.

La **convection** est le mouvement de l'air (ou d'un liquide) sur la surface d'un corps ; elle contribue à une perte de chaleur si l'air est plus froid que le corps ou à un gain de chaleur dans le cas contraire. Par temps froid, le corps perd de la chaleur par convection, car la température de la peau est supérieure à celle de l'air ambiant.

L'**évaporation** est une perte de chaleur à partir d'une surface au niveau de laquelle les molécules d'eau s'échappent sous forme gazeuse (vapeur d'eau). C'est un processus qui ne concerne que les animaux terrestres. Les humains et quelques autres mammifères (chimpanzés et chevaux par exemple) ont des glandes sudoripares qui sécrètent activement une solution aqueuse par des pores à la surface de la peau. Quand la température de la peau est élevée, l'eau en surface absorbe suffisamment d'énergie thermique pour que soient rompus les ponts hydrogène qui lient les molécules d'eau entre elles et ces molécules se dispersent emportant la chaleur avec elles. Tant que l'humidité environnante est assez basse pour permettre une évaporation complète, la sudation peut éliminer l'excès de chaleur du corps ; l'eau peut s'évaporer. Le simple écoulement de la sueur n'a aucun effet de refroidissement sur le mammifère.

La **radiation (rayonnement)** est l'émission de vagues d'ondes électromagnétiques produites par des objets, comme le corps d'un autre animal ou le soleil. La radiation peut transférer de la chaleur entre des objets qui ne sont pas en contact direct, ce qui se passe lorsqu'un animal se chauffe au soleil (Figure 28.2).

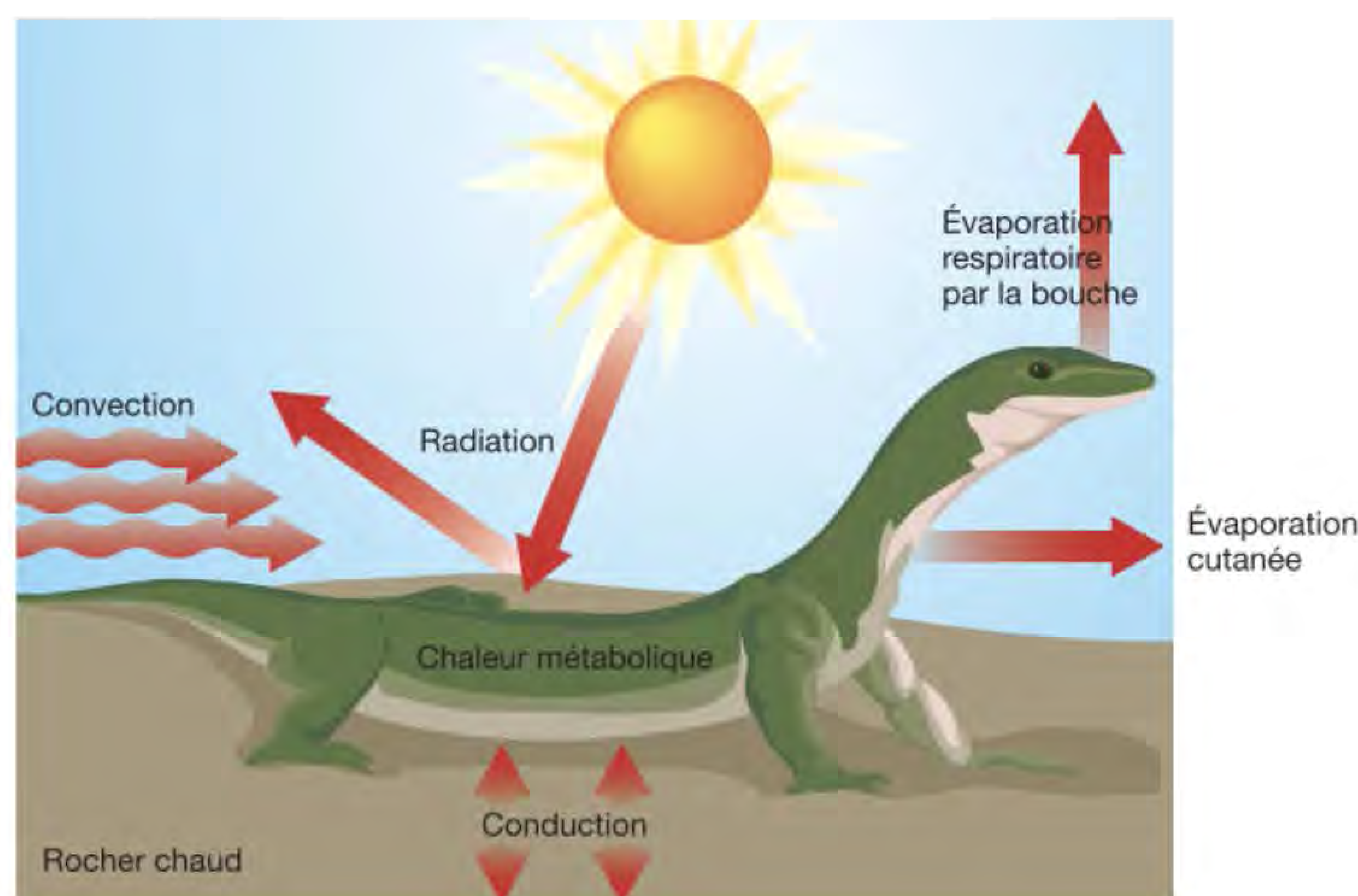



**FIGURE 28.1**

**Gain et perte de chaleur d'un reptile terrestre dans un environnement terrestre typique.** La chaleur est gagnée ou perdue par les objets qui sont au contact direct avec l'animal (conduction), par les courants d'air (convection), par l'air exhalé (évaporation) ou par les ondes électromagnétiques (radiation).



**FIGURE 28.2**

**La radiation chauffe un animal.** Après une froide nuit passée dans sa tanière dans le désert du Kalahari, un suricate (*Suricata suricata*) se tient en garde, permettant à une grande surface de son corps d'absorber le rayonnement du soleil.

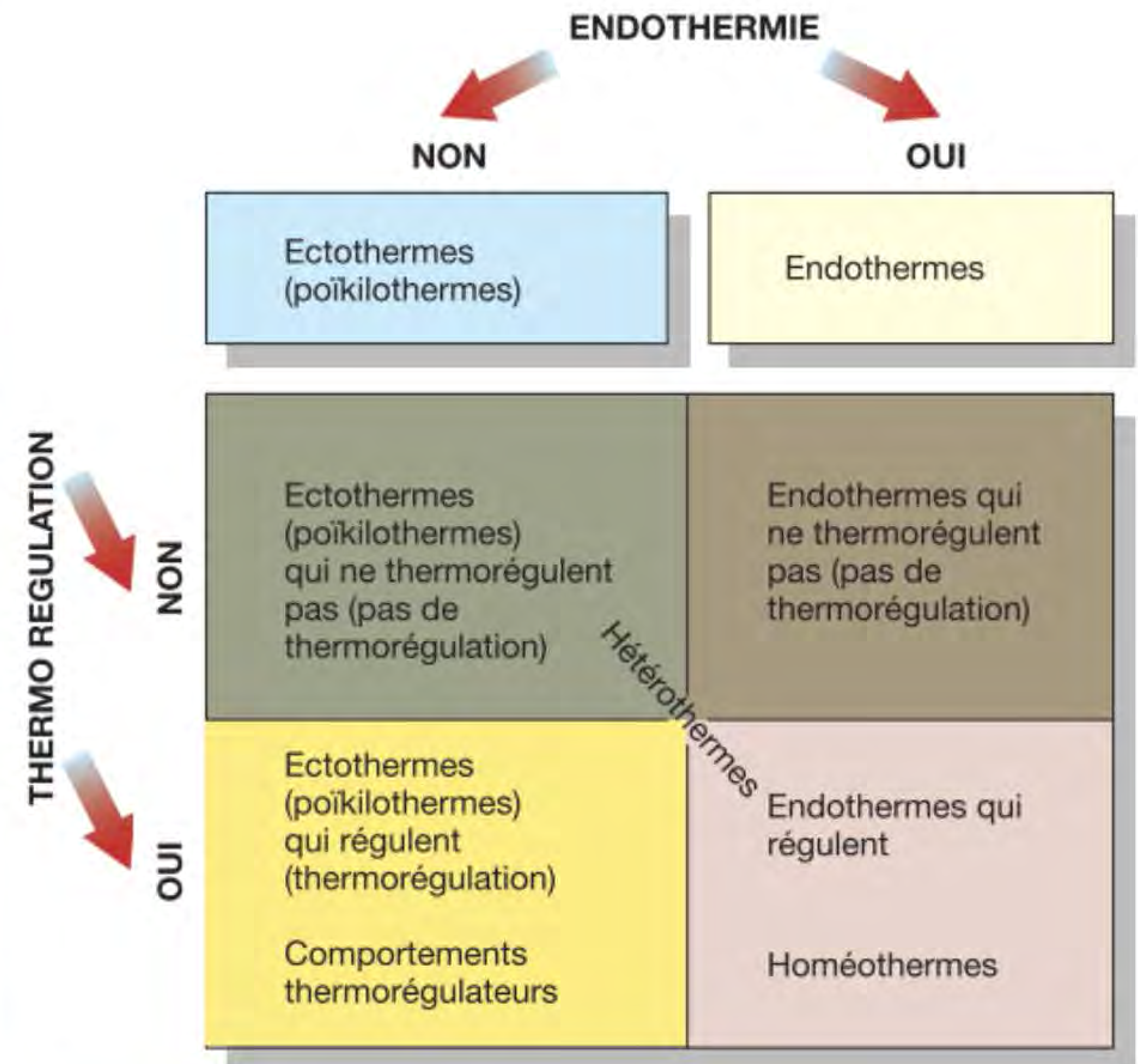



**FIGURE 28.3**

**Thermorégulation.** Les animaux se rangent en quatre grandes catégories concernant les relations thermiques fondées sur la pratique ou non de l'endothermie et de la thermorégulation. Toutefois, certains animaux ne se placent pas facilement dans ce schéma de classification. C'est le cas des hétérothermes qui utilisent la chaleur métabolique pour réguler la température du corps, mais permettent à celle-ci de varier largement en fonction des circonstances.

## Quelques solutions aux fluctuations de la température

Les animaux font face aux fluctuations de la température d'une des trois façons suivantes. (1) Ils peuvent occuper dans leur environnement une zone où la température reste constante et compatible avec leurs processus physiologiques. (2) Leurs processus physiologiques sont adaptés à l'étendue des températures dans laquelle ils peuvent vivre. (3) Ils doivent générer et garder de la chaleur interne pour maintenir une température constante du corps, en dépit des fluctuations de la température externe.

Les animaux sont ectothermes ou endothermes selon l'origine, externe ou interne, de la source de chaleur de leur corps. Les **ectothermes** (Gr. *ectos*, extérieur) ou **poïkilothermes** (Gr. *poikilos*, variable + thermique) ont une température du corps qui dérive en très grande partie de l'environnement plutôt que de leur propre métabolisme (Figure 28.3). Leur taux de métabolisme est bas et ils sont pauvrement isolés. D'une façon générale, les reptiles, les amphibiens, les poissons et les invertébrés sont ectothermes, bien que quelques reptiles, insectes et poissons soient capables d'élever leur température interne. Les ectothermes se déplacent dans leur milieu de manière à trouver les endroits qui minimisent le stress occasionné par la chaleur ou le froid.

La plupart des oiseaux et les mammifères sont des **endothermes** (Gr. *endos*, à l'intérieur), car leur chaleur interne a pour origine des processus cellulaires. Une source permanente de chaleur interne leur permet de garder une température centrale relativement constante quelle que soit la température extérieure. (« Centrale ou Core ou noyau » s'oppose à température périphérique c'est-à-dire près de la surface du corps).

La plupart des endothermes ont le corps isolé par de la fourrure ou des plumes et ont une quantité relativement importante de tissu adipeux. Cette isolation est un moyen efficace de retenir la chaleur et, en conséquence, une température centrale élevée. L'endothermie permet de stabiliser la température centrale à une valeur optimale pour le déroulement soutenu des mécanismes biochimiques et des fonctions du système nerveux. L'endothermie favorise la colonisation, par certains animaux, d'habitats que ne peuvent occuper les ectothermes.

Une autre façon de distinguer les animaux est de tenir compte du caractère constant ou variable de la température du corps. Bien que la plupart des endothermes soient **homéothermes** (maintiennent une température constante) et la plupart des ectothermes soient **hétérothermes** (ont une température du corps variable), de nombreuses exceptions existent. Certains endothermes ont une température qui varie en fonction des saisons (pendant l'hibernation par exemple) ou dans la journée.

Ainsi, certains oiseaux (les colibris par exemple) et mammifères (les musaraignes) ne peuvent maintenir une température élevée que pendant une courte période parce qu'ils ont un poids inférieur à 10 g et ont donc une masse corporelle trop petite pour pouvoir générer suffisamment de chaleur et compenser les pertes au niveau de leur surface corporelle relativement importante. Les colibris consacrent plus d'une journée pour localiser et boire le nectar (une source de nourriture très riche en calories) qui alimente leur métabolisme. Quand ils ne consomment pas, ils épuisent rapidement leur source énergétique à moins que leur taux de métabolisme chute considérablement. La nuit, ils entrent dans un état comparable au sommeil, appelé **torpeur journalière** et la température de leur corps avoisine celle de l'air ambiant plus froid. Quelques



## Comment savons-nous que tous les mammiferes ne sont pas endothermes ?

La zoologie traditionnelle considère que tous les mammifères sont endothermes mais il y a au moins une exception. Le rat-taupe nu vit dans un réseau complexe de tunnels dans les prairies d'Afrique équatoriale (Figure 28.1 de l'encadré). Les scientifiques ont étudié cette espèce durant plusieurs années et ont trouvé que le corps n'était pas recouvert de fourrure, était dépourvu de couche adipeuse sous-cutanée, n'avait donc pas d'isolation et ne pouvait pas réguler la température corporelle par endothermie. Leur température centrale fluctue autour de 31 °C ; toutefois, un certain degré d'endothermie est assuré d'une manière comparable à celle des insectes sociaux.



**Figure 28.1 de l'encadré** **Un rat-taupe nu Africain.** *Heterocephalus glaber* dans son tunnel.

Les scientifiques ont observé que ces animaux se déplacent vers les entrées des tunnels pour prendre un bain de soleil. Parce que ces animaux doivent produire de la chaleur par des processus biochimiques, ils se blottissent les uns contre les autres pour dormir et garder la chaleur. Le sol environnant chaud du tunnel fournit également un peu de chaleur. Ces mécanismes de thermorégulation sont similaires à ceux des termites dans leurs constructions. De plus, les termites et les rats-taupes ont une structure sociale (appelée eusociale) comparable à celle des ruches des hyménoptères sociaux. Il y a une seule femelle reine qui s'accouple avec quelques mâles dominants. Les ouvriers creusent les tunnels et rassemblent la nourriture tandis que les soldats protègent les tunnels de l'entrée de prédateurs comme les serpents. La survie de la colonie repose par-dessus tout sur la coopération – un couple de rats-taupes ne peut pas assurer toutes les fonctions indispensables pour se maintenir dans les prairies de l'Afrique équatoriale.

chauves-souris sont soumises à la torpeur journalière pour conserver leur énergie.

Certains ectothermes peuvent maintenir une température interne assez constante. C'est le cas de beaucoup de reptiles qui arrivent à égaliser gain et perte de chaleur en changeant de position ou de localisation.

D'une façon générale, les ectothermes sont plus communs dans les régions tropicales, car ils n'ont pas à dépenser beaucoup d'énergie pour maintenir leur température corporelle et peuvent consacrer plus d'énergie pour la prise de la nourriture et la reproduction. Les amphibiens, par exemple, sont beaucoup plus nombreux que les mammifères dans ces régions. Les endothermes, par contre, ont un avantage sélectif dans les environnements froids et y sont plus nombreux. Leurs taux métaboliques élevés et l'isolation leur permettent même de vivre dans les régions polaires (cas des ours polaires). En fait, les systèmes circulatoires efficaces des oiseaux et des mammifères doivent être considérés comme des adaptations à l'endothermie et au taux de métabolisme élevé.

## Régulation de la température chez les invertébrés

Comme cela a été précédemment indiqué, la température du milieu environnant est un facteur critique qui limite la répartition des animaux et qui contrôle les réactions métaboliques. Beaucoup d'invertébrés ont un métabolisme dont le taux et le rendement sont bas et n'ont pas de mécanismes thermorégulateurs ; ils se conforment donc passivement à la température externe. Ce sont des **thermoconformeurs**.

Certains faits prouvent que quelques invertébrés supérieurs peuvent apprécier des différences dans les températures ambiantes ; toutefois, des récepteurs spécifiques sont soit absents, soit non identifiés. Les zoologistes savent cependant que beaucoup d'arthropodes, comme les insectes, les crustacés et le crabe fer à cheval (*Limulus*), sont sensibles à une variation de température. Par exemple, les tiques d'un vertébré à sang chaud peuvent reconnaître la « chaleur d'un repas à proximité » et se poser sur l'hôte vertébré.

Beaucoup d'arthropodes ont des mécanismes originaux de survie aux températures extrêmes. Par exemple, les insectes des zones tempérées évitent la congélation en réduisant le contenu en eau de leurs tissus lorsque l'hiver approche. D'autres insectes produisent du glycérol ou des glycoprotéines qui agissent comme antigels. Des mites et les bourdons se réchauffent avant de s'envoler en contractant rapidement leurs muscles thoraciques de vol. Les insectes volants, de plus grande taille, mettent en jeu un mécanisme particulier pour empêcher l'hyperthermie au cours du vol ; l'hémolymphe circulante à travers les muscles du vol transporte la chaleur du thorax à l'abdomen, qui s'en débarrasse – un peu comme le circuit de refroidissement d'un moteur d'automobile qui passe par le radiateur. Certaines cigales (*Diceroprocta apache*) qui vivent dans le désert de Sonora (Amérique du Nord) utilisent le répertoire complet des mécanismes de refroidissement par évaporation mis au point par les vertébrés. Quand elles sont menacées d'hyperthermie, elles extraient l'eau de leur hémolymphe et la transporte au moyen de larges canaux à la surface du corps où elle est éliminée par des pores de sueur et s'évapore. En d'autres termes, ces insectes peuvent suer.

La posture du corps et l'orientation des ailes vers le soleil affectent notablement la température du corps des insectes qui se chauffent au soleil. Les libellules qui se perchent et les papillons régulent ainsi le gain de chaleur par radiation par des ajustements posturaux.

Beaucoup d'insectes endothermiques (comme les bourdons, les abeilles mellifères et certaines mites) ont un échangeur de chaleur à contre-courant (*voir Figures 28.4 et 28.5*) qui assure le maintien d'une température élevée dans le thorax, où sont localisés les muscles du vol. Ce mécanisme permet à l'insecte de contrôler les gain et perte de chaleur en régulant le flux d'hémolymphe à travers l'échangeur. En favorisant l'entrée dans l'échangeur ou en déroutant le flux vers d'autres vaisseaux dans le corps, l'insecte modifie le taux de déperdition de chaleur en fonction de son stade physiologique ou des conditions environnementales. Par exemple, un insecte en cours de vol dans une atmosphère chaude, court le risque d'une hyperthermie en raison du travail accompli par les muscles du vol. L'échangeur est alors « fermé » et la chaleur produite dans les muscles est alors perdue du thorax à l'abdomen puis dans l'environnement.

Le Chapitre 15 a fourni un bon exemple concernant la façon dont les abeilles mellifères régulent leur propre température interne et la température de la ruche.

Pour éviter une surchauffe, beaucoup d'arthropodes vivant sur le sol (coléoptères *Tenebrio*, criquets, scorpions) surélèvent leur corps le plus haut possible pour minimiser le gain de chaleur. Certaines chenilles et les criquets s'orientent par rapport au soleil et au vent pour faire varier à la fois le gain de chaleur par radiation et la perte de chaleur par convection. Certains coléoptères vivant sur le sol des déserts rejettent de la cire par des milliers de petits pores de leur cuticule. Ces « fleurs de cire » préviennent la déshydratation et constituent une barrière efficace contre le soleil.

La couleur a un effet significatif sur la thermorégulation, car 50 % de l'énergie radiante du soleil est dans le spectre visible. Une surface noire irradie moins d'énergie qu'une surface blanche. Ainsi, beaucoup de coléoptères noirs sont plus actifs tôt dans la journée, car ils absorbent plus de radiation et se réchauffent plus rapidement. Au contraire, les coléoptères plus clairs, qui absorbent moins de chaleur, sont plus actifs pendant les périodes chaudes de la journée.

Les exemples précédents de régulation de la température chez les invertébrés donnent des indications sur la façon dont a pu évoluer la thermorégulation chez les vertébrés. L'endothermie des insectes actifs semble associée à la locomotion et la chaleur métabolique qu'elle produit, conséquences vraisemblablement à l'origine de l'émergence de stratégies thermorégulatrices. Une augmentation du métabolisme qui accompagne une grande mobilité a donc pu précéder l'évolution vers la thermorégulation chez les vertébrés.

## Régulation de la température chez les poissons

La température de l'eau environnante détermine la température du corps de la plupart des poissons. Les poissons qui vivent dans des eaux extrêmement froides ont des matériaux « antigel » dans le sang. Les polyalcools (sorbitol, glycérol par exemple) ou des peptides hydrosolubles et des glycopeptides abaissent le point de congélation du plasma sanguin et d'autres fluides corporels. Ces poissons ont aussi des protéines et des complexes glycoprotéiques qui arrêtent la croissance des cristaux de glace en cours de formation. Grâce à ces adaptations, les poissons restent souples et nagent librement dans un état de surfusion (c'est-à-dire à une température inférieure à la température de congélation d'une solution ; −2 °C (28 °F)).

Certains poissons actifs maintiennent une température centrale significativement au-dessus de la température de l'eau. Le thon rouge, l'espadon et le grand requin blanc ont des vaisseaux sanguins importants juste sous la peau. Les branchies livrent le sang aux muscles rouges de la nage, plus en profondeur et puissants, au niveau desquels de petits vaisseaux sont agencés selon un échangeur de chaleur à contre-courant appelé le **rete mirabile** (« réseau miraculeux ») (Figure 28.4). La chaleur produite par les muscles rouges n'est pas perdue parce qu'elle est transférée dans le rete mirabile du sang veineux au sang artériel froid sous la surface du corps. Cet agencement des vaisseaux sanguins stimule l'activité en gardant les muscles de la nage à une température plus élevée de quelques degrés que celle du tissu proche de la surface. Ce système a une valeur adaptative pour ces poissons. Les contractions musculaires développent une puissance quatre fois supérieure à celle des muscles similaires chez des poissons à corps plus froid. Ils peuvent ainsi nager et sillonner de plus larges étendues à différentes profondeurs à la recherche des proies plus vite que ne peuvent le faire d'autres poissons prédateurs, généralement limités à des profondeurs et à des températures données.

## Régulation de la température chez les amphibiens et les reptiles

Les animaux, comme les amphibiens et les reptiles, qui ont l'air plutôt que l'eau comme milieu environnant, doivent faire face à des changements journaliers et saisonniers de la température. La plupart de ces animaux sont ectothermes. La chaleur est fournie par l'environnement et la température de leur corps varie avec la température extérieure.

La plupart des amphibiens ont des difficultés pour contrôler leur chaleur corporelle parce que le métabolisme n'en produit qu'une très faible partie et qu'elle est rapidement perdue au niveau de la surface du corps. Toutefois, comme beaucoup d'exemples précédents l'ont montré, des adaptations comportementales permettent de maintenir, dans la plupart des cas, la température du corps dans une échelle de valeurs homéostatiques. Les amphibiens ont un problème de régulation thermique supplémentaire dans le sens où leur peau est également une surface d'échange obligatoire d'oxygène et de dioxyde de carbone, et, parce qu'elle est maintenue humide, constitue un système naturel de refroidissement par évaporation. Le problème de déperdition de chaleur par évaporation

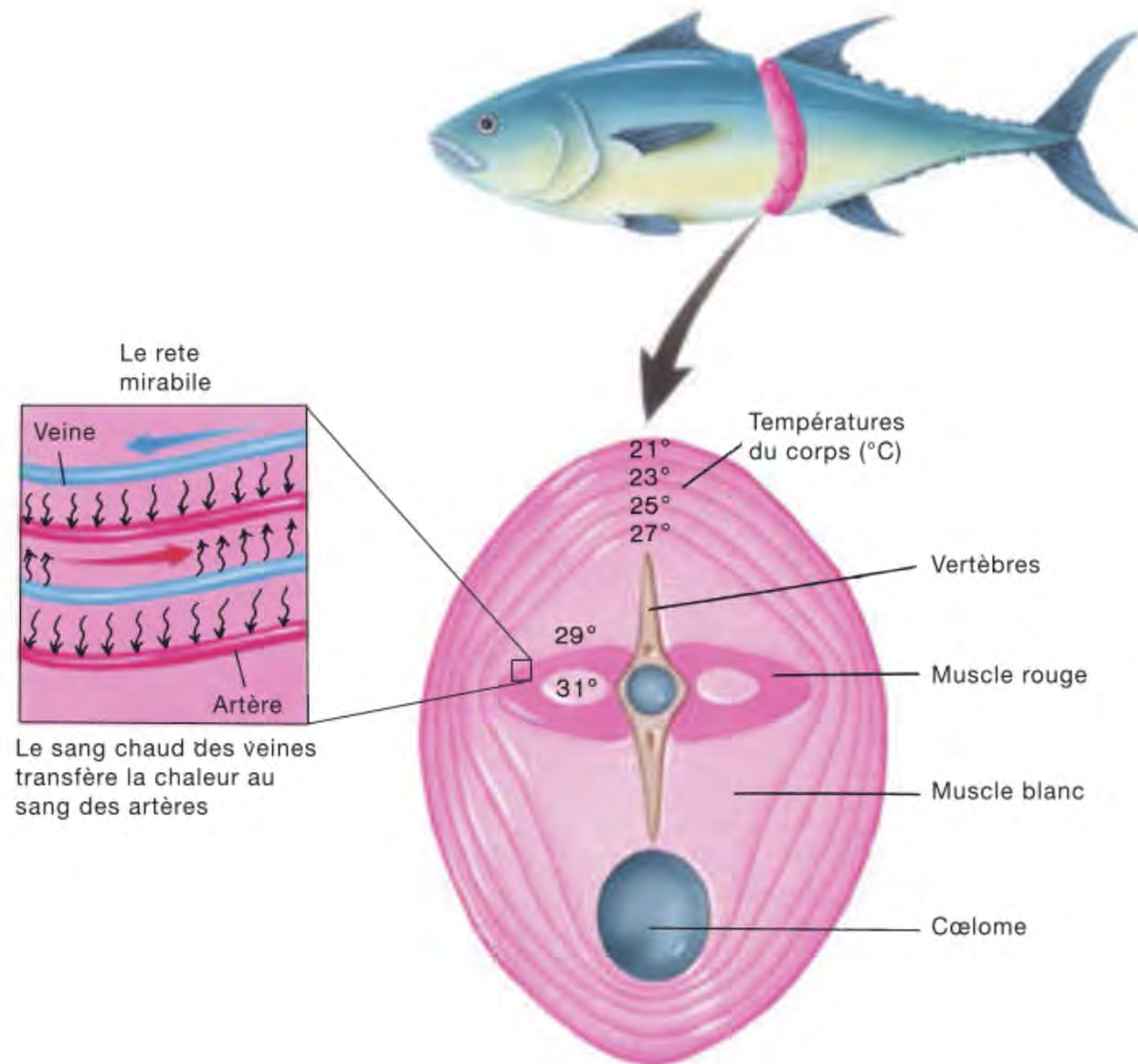



**FIGURE 28.4**

**Thermorégulation chez les poissons actifs, de grande taille.** Chez le thon rouge, le rete mirabile des artères et veines agit comme un système d'échange à contre-courant qui aide à réduire la perte de la chaleur du corps. La section transversale du corps montre que la température est plus élevée autour des muscles rouges de la nage.

limite les habitats et les activités des amphibiens à des zones humides et chaudes. Certains amphibiens, comme les grenouilles-taureaux, sont capables de faire varier la quantité de mucus superficiel qu'elles sécrètent, – réponse physiologique qui participe à la régulation du refroidissement par évaporation.

Les reptiles ont une peau plutôt sèche, qui réduit la perte de chaleur par évaporation. Ils ont aussi une cage thoracique dont les mouvements assurent une ventilation efficace. Ce sont des ectothermes. Ils ont un taux de métabolisme bas et se réchauffent grâce à des adaptations comportementales. Par ailleurs, certains des mécanismes régulateurs les plus perfectionnés des mammifères sont trouvés en premier chez les reptiles. Par exemple, les reptiles plongeurs (tortues des mers, serpents des mers) conservent la chaleur en faisant cheminer le sang à travers des shunts circulatoires dans le centre du corps. Ces animaux peuvent aussi augmenter leur production de chaleur en réponse aux hormones, la thyroxine et l'épinéphrine. De plus, les tortues terrestres peuvent se refroidir par salivation et production d'écume au niveau de la bouche, en urinant sur leurs pattes postérieures, en humidifiant les yeux et en haletant.

## Régulation de la température chez les oiseaux et les mammifères

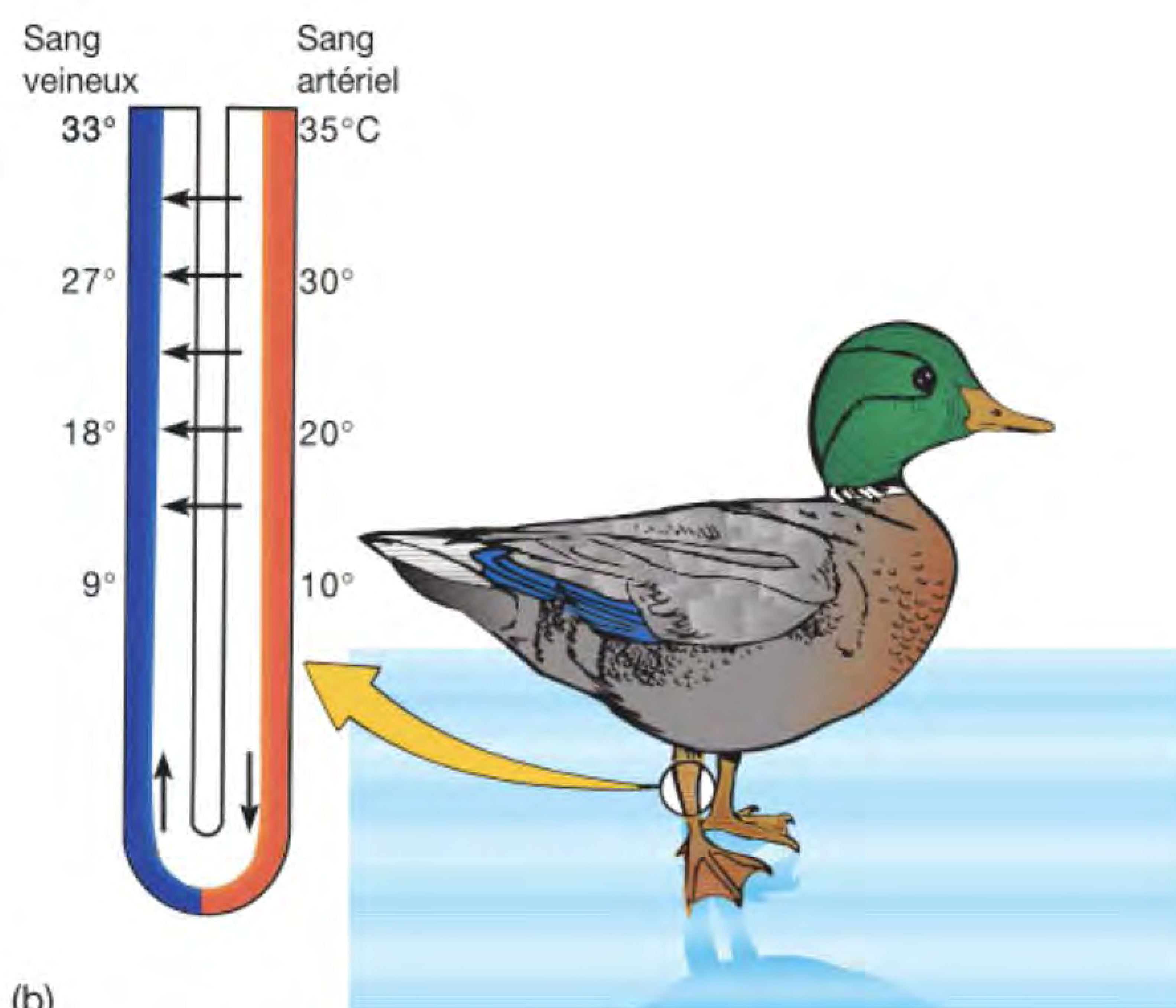
Les oiseaux et les mammifères sont les vertébrés les plus actifs et ceux qui ont les comportements les plus complexes. Ils peuvent occuper tous les habitats sur terre parce que ce sont des endothermes homéothermes, qui maintiennent leur température interne entre 35 et 42 °C à partir de la chaleur produite par leur métabolisme.

Différents mécanismes de refroidissement empêchent un réchauffement excessif chez les oiseaux. Parce qu'ils n'ont pas de glandes sudoripares, les oiseaux halètent pour perdre la chaleur par évaporation. Certaines espèces (cormorans, pélicans, engoulevents N. d. T.) ont une poche richement vascularisée (poche gulaire) au niveau de leur gorge qu'ils font vibrer (processus connu sous le nom de **battement gulaire**) de manière à augmenter l'évaporation à partir du système respiratoire.

Quelques oiseaux possèdent des mécanismes pour prévenir la perte de chaleur. Les plumes sont d'excellents isolants, particulièrement les plumes de duvet qui piègent une couche d'air contre le corps pour réduire la perte de chaleur par la peau (Figure 28.5*a*). (Ce mécanisme explique pourquoi le duvet d'oie est un excellent isolant, utilisé dans les vestes de plein air et les manteaux pour se protéger d'un froid extrême). Les espèces aquatiques, qui perdent de la chaleur au niveau des pattes et des pieds, ont des vaisseaux échangeurs de chaleur par contre-courant périphériques (rete mirabile) dans les pattes pour réduire ces pertes (Figure 28.5*b*). Les mammifères qui vivent dans les régions froides, comme le renard arctique et le caribou, ont aussi des vaisseaux échangeurs à leurs extrémités (pattes, queue, oreilles, nez). Les animaux de climats chauds, comme les



(a)




(b)

**FIGURE 28.5**

**Isolation et échange de chaleur à contre-courant.** (*a*) Une couche épaisse de plumes de duvet garde au chaud ces manchots à jugulaire (*Pygocelis antarctia*). Elle piège l'air formant l'équivalent ornithologique d'un costume de plongeur. (*b*) Échangeur de chaleur à contre-courant dans la patte d'un oiseau. Certains oiseaux aquatiques, comme ce canard, possèdent des systèmes d'artères et de veines fonctionnant à contre-courant (rete mirabile) dans leurs pattes pour réduire la perte de chaleur. Les artères transportent le sang chaud vers le bas des pattes pour réchauffer (flèches) le sang plus froid qui coule dans les veines, la chaleur retourne dans le corps plutôt que d'être perdue par les pieds qui sont au contact d'une surface froide.



**FIGURE 28.6**

**Régulation de la température.** Le lièvre d'antilope (*Lepus alleni*) doit éliminer l'excès de chaleur de son corps. Ses oreilles élargies, fines et richement vascularisées et perfusées par un sang chaud constituent une grande surface d'échange de chaleur.

lièvres, ont des mécanismes (par exemple de grandes oreilles) pour évacuer l'excès de chaleur du corps (Figure 28.6).

Une peau épaisse surmontant une couche importante de tissu adipeux isolateur appelée **lard**, permettent aux animaux marins, comme les phoques et les baleines, de maintenir une température interne autour de 36 à 38 °C (97-100 °F). Dans la queue et les nageoires, dépourvues de lard, un système à contre-courant d'artères et de veines est mis en jeu pour limiter la perte de chaleur.

Les oiseaux et les mammifères utilisent également des mécanismes comportementaux pour neutraliser les effets des changements de température externe. Comme les ectothermes, ils se réchauffent au soleil ou se mettent à l'ombre lorsque la température fluctue. Beaucoup se regroupent pour garder la chaleur ; d'autres partagent des terriers pour se protéger contre les températures extrêmes. La migration vers des climats chauds et l'hibernation sont d'autres possibilités que différents oiseaux et mammifères mettent à profit pour survivre pendant les rudes mois d'hiver. D'autres, comme le chameau du désert, disposent d'une multitude d'adaptations évolutives pour survivre dans les climats les plus chauds et secs qui soient sur terre.

## Production de la chaleur chez les oiseaux et les mammifères

Chez les endothermes, la chaleur produite se répand à travers les tissus et les organes et réchauffe le corps. Les oiseaux et les mammifères génèrent la chaleur (**thermogenèse**) par la contraction des muscles, l'activité des pompes ATPasiques, l'oxydation des acides gras dans le tissu adipeux brun et d'autres processus métaboliques.

Chaque fois qu'une cellule musculaire se contracte, le glissement des filaments d'actine et de myosine et l'hydrolyse des molécules d'ATP génèrent de la chaleur. Le travail musculaire volontaire (course, vol, saut) comme le travail musculaire involontaire (frissonnement) sont tous deux sources de chaleur. La génération de chaleur par les frissons porte le nom de **thermogenèse de frisson ou frisson thermique**.

Les oiseaux et les mammifères ont la capacité unique de générer de la chaleur en utilisant des enzymes spécifiques d'origine évolutive ancienne – les pompes ATPasiques des membranes plasmiques de la plupart des cellules. Quand le corps se refroidit, la glande thyroïde libère de la thyroxine. Celle-ci augmente la perméabilité au $Na^+$ qui s'écoule dans les cellules. La pompe ATPasique les expulse rapidement. Dans le processus, l'ATP est hydrolysé et de l'énergie calorique est libérée. L'induction hormonale de la production de chaleur est appelée **thermogenèse sans frisson** (ou encore thermogenèse chimique N. d. T.).

La **graisse brune** est un type spécialisé de graisse trouvée chez les mammifères nouveau-nés, les mammifères qui vivent dans les climats froids et chez les mammifères qui hibernent (Figure 28.7). La couleur brune du tissu tient au grand nombre de mitochondries et aux cytochromes qu'elles contiennent. Les dépôts de graisse

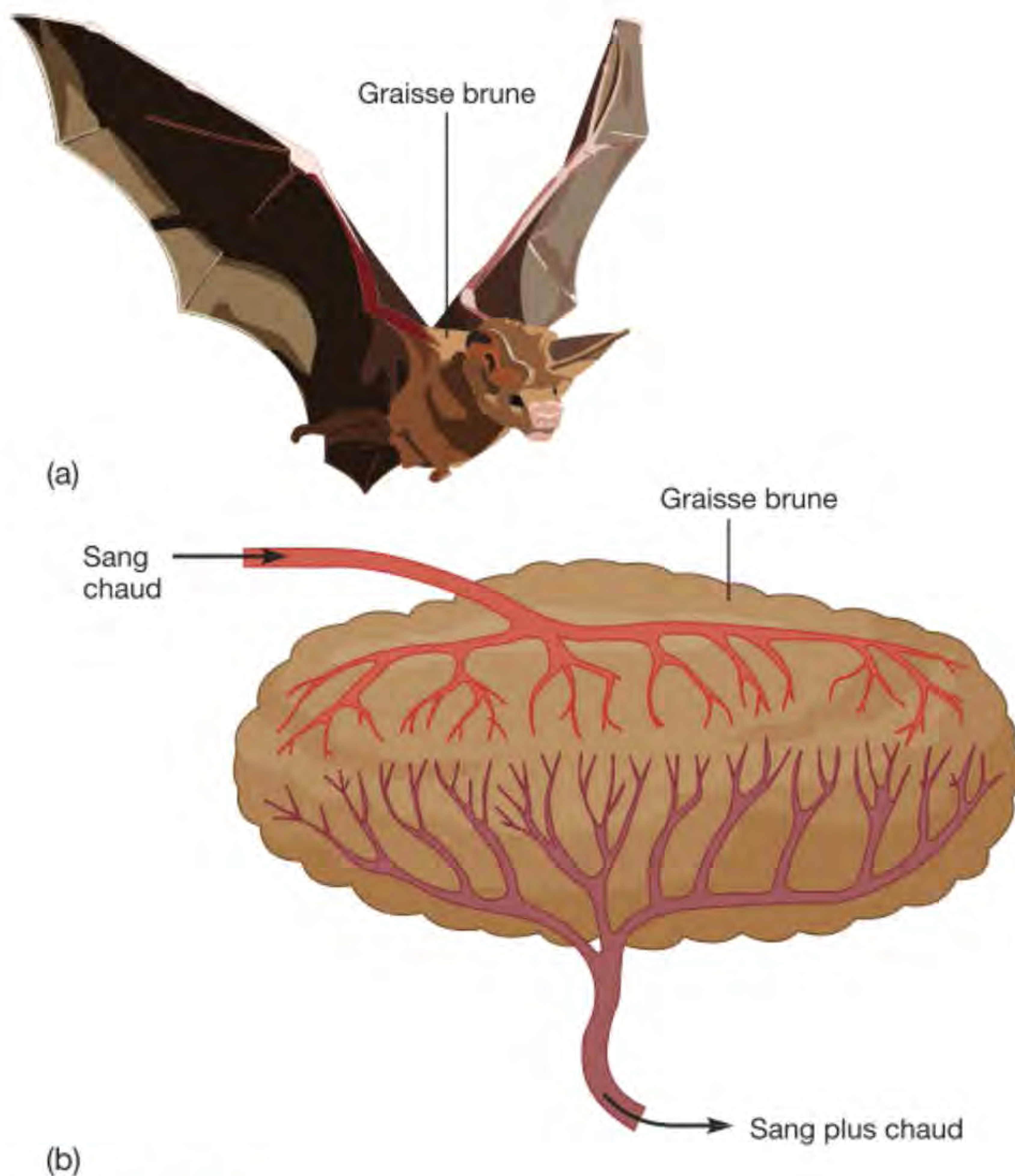



**FIGURE 28.7**

**Graisse brune.** (*a*) Beaucoup de mammifères, comme cette chauve-souris, ont du tissu adipeux ou graisse brune entre les omoplates. (*b*) Cette région de graisse brune est plus chaude que le reste du corps. Le sang qui passe au travers du tissu adipeux brun est donc réchauffé.

brune se localisent au-dessous des côtes et dans les épaules. Une grande quantité de chaleur est produite quand les cellules adipeuses brunes oxydent les acides gras car peu d'ATP est synthétisé. Le sang qui passe au niveau du tissu récupère la chaleur et la distribue à tout le corps.

Le taux élevé du métabolisme basal des oiseaux et des mammifères est aussi source de chaleur, laquelle peut être considérée comme un sous-produit très utile.

Chez les amphibiens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères, des cellules spécialisées de l'hypothalamus contrôlent la thermorégulation. Les deux aires thermorégulatrices de l'hypothalamus sont le centre de la chaleur et le centre du froid. Le centre de la chaleur (du réchauffement) contrôle la vasoconstriction des vaisseaux sanguins superficiels, l'érection des poils et fourrures et les thermogenèses de frisson et sans frisson. Le centre du froid (du refroidissement) contrôle la vasodilatation des vaisseaux sanguins, la sudation et l'halètement. Par-dessus tout, des mécanismes de feedback négatif (avec l'hypothalamus jouant le rôle de thermostat) déclenchent soit le réchauffement soit le refroidissement du corps et contrôlent de ce fait la température du corps (Figure 28.8). Des récepteurs neuronaux spécialisés localisés dans la peau ou dans d'autres parties du corps réagissent aux variations de température. Les thermorécepteurs sensibles au chaud mettent en activité le centre du refroidissement et inhibent celui du réchauffement. Les thermorécepteurs sensibles au froid ont des effets opposés.

Durant l'hiver, des endothermes divers (chauves-souris, marmottes, tamias ou chipmunks, écureuils terrestres) entrent en **hibernation** (L. *hiberna*, hiver). Pendant l'hibernation, le métabolisme ralentit comme le font également les rythmes cardiaque et respiratoire. Les mammifères se préparent à l'hibernation en élaborant des réserves lipidiques et en mettant en place une fourrure d'hiver à longs poils. Tous les hibernants ont de la graisse brune. La diminution de la durée du jour (modification de la photopériode) stimule à la fois la synthèse et le dépôt de graisse ainsi que l'épaississement de la fourrure (mue).

Certains endothermes de très petite taille (chauves-souris, mésanges et colibris) sont capables également de réduire à la fois le taux de métabolisme et la température du corps pour entrer dans un état de dormance appelé **torpeur**. La diminution du taux de métabolisme limite le besoin de nourriture. Par exemple, les colibris ont une température interne qui chute à 25 °C, la nuit, moment où la nourriture disponible est difficile à trouver. Cette stratégie ne concerne que les petits endothermes, car chez les plus gros, la masse corporelle est telle que le refroidissement ne peut pas intervenir rapidement.

D'autres vertébrés (tortue du désert, lémurien pygmée, écureuils terrestres) entrent dans un état de dormance durant l'été ; c'est l'**estivation** (L. *aestivus*, été). Le rythme respiratoire et le taux de métabolisme chutent quand la température externe est élevée, la nourriture est rare et que la déshydratation est un problème.

Quelques animaux, comme les blaireaux, ours, opossums, ratons laveurs et skonks entrent dans un état de sommeil profond en hiver. Leur température interne restant à peu près normale, cet état n'est pas considéré comme une vraie hibernation.

### Synthèse de la section 28.1

Chacune des fonctions physiologiques d'un animal est liée à la température du corps, car le métabolisme et l'activité des enzymes sont dépendants de la température. La source principale de chaleur corporelle des ectothermes provient de l'environnement alors que les endothermes génèrent la chaleur par des processus internes cellulaires. La signification évolutive du rete mirabile est d'agir comme un générateur de chaleur permettant aux poissons qui le possèdent de nager plus rapidement et de capturer plus de proies.

***En tenant compte de ce que vous avez appris dans cette section, pourquoi les termes de « sang froid » et « sang chaud » sont-ls désuets et incorrects pour décrire la régulation de la température chez les animaux ?***

## 28.2 Contrôle de l'eau et des solutés (osmorégulation et excrétion)

### Compétences à acquérir

1. Expliquer l'importance du maintien de l'équilibre osmotique chez un animal.
2. Préciser comment les animaux sont classés en fonction de leur méthode d'osmorégulation.

L'**excrétion** (L. *excretion*, éliminer) peut être globalement définie comme l'élimination des produits de déchet du métabolisme du corps d'un animal. Ces produits comprennent le dioxyde de carbone et l'eau (principalement produits par la respiration cellulaire) ; l'azote en excès (produit par la désamination des acides aminés) sous forme d'ammoniac, d'urée ou d'acide urique ; et des

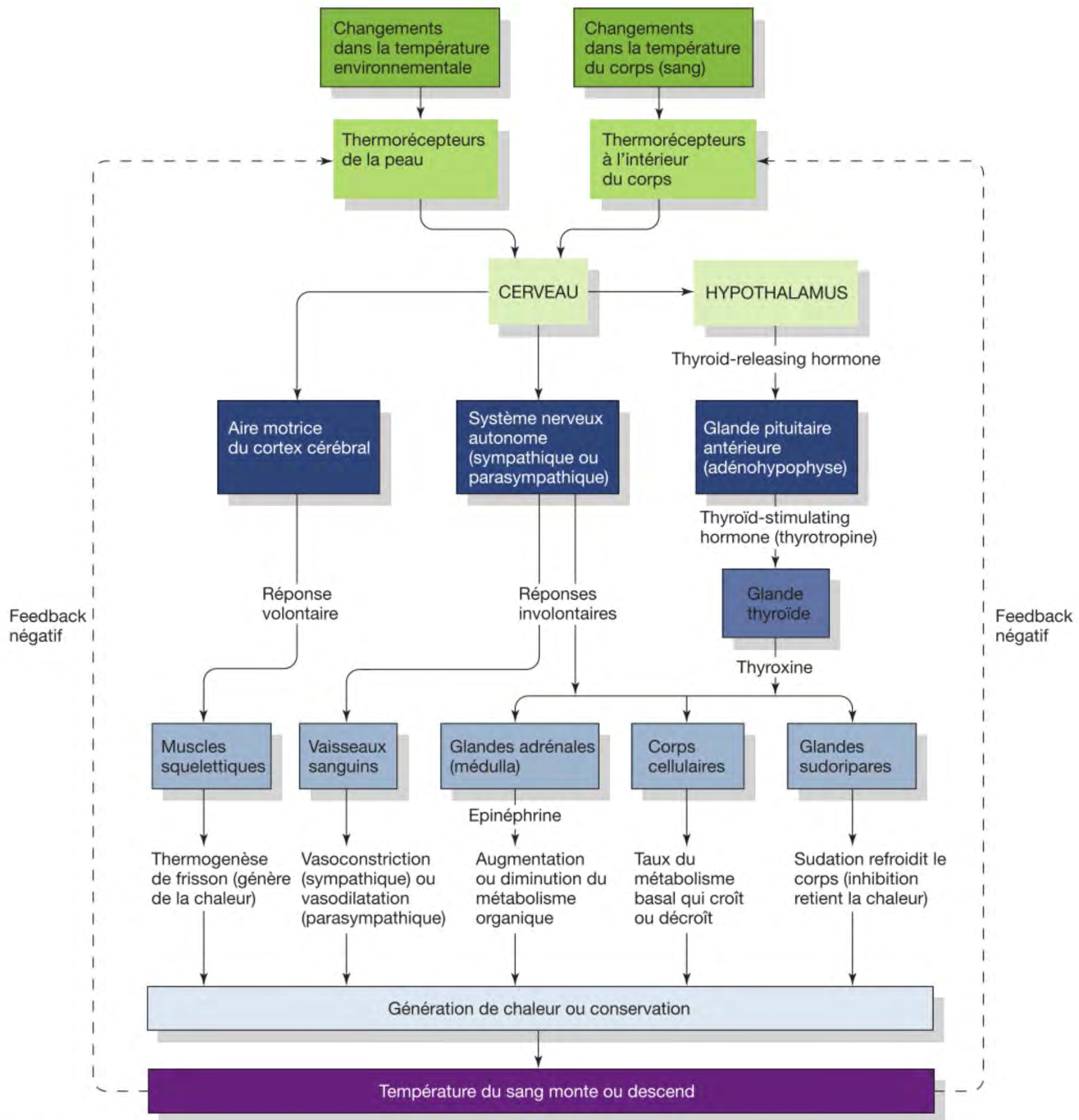



**FIGURE 28.8**

**Thermorégulation.** Vue d'ensemble des voies de feedback qui contrôlent la température centrale (du noyau) du corps d'un mammifère. Les flèches montrent les voies principales.

solutés (ions variés). Le Chapitre 26 a traité l'excrétion du dioxyde de carbone d'origine respiratoire.

L'excrétion des déchets azotés est habituellement associée à la régulation de l'équilibre hydrominéral par un processus physique appelé **osmorégulation**. L'**osmolarité** mesure la pression osmotique (force) d'une solution exprimée en osmoles et dépend de la concentration molaire des solutés dans une solution. Si l'osmolarité des fluides corporels d'un animal varie comme celle du milieu environnant, l'animal est un **osmoconforme** et est isosmotique à son milieu*. Quand l'osmolarité du milieu change, celle des fluides corporels en fait autant. L'incapacité de réguler les concentrations osmotiques des fluides internes a, manifestement, limité la

*Dans ce chapitre nous utilisons les termes « isosmotique », « hypoosmotique » et « hyperosmotique » qui font spécifiquement référence à l'osmolarité. Les termes « isotonique », « hypotonique » et « hypertonique » sont plus restrictifs, car ils font référence uniquement à la réponse des cellules animales – qui gonflent ou rétrécissent – dans des solutions de concentrations connues.

répartition de ces animaux. Beaucoup d'invertébrés marins sont osmoconformes. Par opposition, un animal, qui maintient son osmolarité interne à une valeur différente de celle du milieu environnant, est un **osmorégulateur**.

La plupart des vertébrés qui vivent en eau de mer ont un milieu intérieur dont l'osmolarité est à peu près trois fois moindre (hypoosmotique) que celle de l'eau salée environnante. De l'eau tend à quitter en permanence leur corps (et des sels tendent au contraire à y entrer N. d. T.). Des mécanismes ont évolué chez ces animaux de manière à neutraliser ces effets, conserver l'eau et empêcher la déshydratation. (Ces animaux sont des régulateurs hypoosmoptiques N. d. T.). Les animaux d'eau douce, au contraire, sont hyperosmotiques par rapport à leur milieu et de l'eau entre continuellement dans leur corps. Des mécanismes ont été sélectionnés pour excréter l'eau et empêcher son accumulation. (Ces animaux sont des régulateurs hyperosmotiques). Les animaux terrestres ont une quantité d'eau plus élevée dans leur milieu intérieur que dans l'air. Ils ont donc tendance à perdre de l'eau par évaporation et peuvent utiliser des quantités importantes d'eau pour éliminer les déchets.

### Synthèse de la section 28.2

L'équilibre osmotique doit être maintenu chez un animal de manière à ce que les tissus puissent assurer leurs fonctions dans un état homéostatique. Des mécanismes physiques permettent à la plupart des vertébrés de garder relativement constante (homéostasie) l'osmolarité de leur sang et les concentrations des diverses espèces ioniques. Les invertébrés marins sont osmoconformes car leur fluide interne et le milieu environnant sont isosmotiques. La plupart des vertébrés sont osmorégulateurs, car leur milieu intérieur est hyperosmotique ou hypoosmotique par rapport à l'environnement.

***Durant l'osmose, l'eau se déplace-t-elle vers les régions d'osmolarité plus élevée ou plus basse ?***

## 28.3 Systèmes excréteurs des invertébrés

### Compétence à acquérir

1. Décrire les structures osmorégulatrices présentes chez les principaux taxa d'invertébrés.

Les invertébrés aquatiques occupent une gamme très étendue de milieux, depuis les eaux douces jusqu'aux eaux hypersalines (lacs salés par exemple). Généralement, les invertébrés marins ont un peu la même concentration osmotique que l'eau de mer (ils sont osmoconformes). Cela exclut donc tout besoin d'osmorégulation. L'eau et les ions passent à travers le tégument, via les branchies et sont apportés par la boisson et la nourriture. Les ions et les déchets sont principalement perdus par diffusion à travers le tégument, les branchies ou dans l'urine.

Les invertébrés d'eau douce sont fortement osmorégulateurs car l'isosmocité est impossible avec le milieu environnant très dilué. Tout gain d'eau est éliminé dans l'urine.

Des invertébrés appartenant à des taxa différents ont envahi avec plus ou moins de succès les habitats terrestres. Les arthropodes, particulièrement les insectes, les araignées, les tiques, les mites, les centipèdes et les millipèdes sont ceux qui ont le mieux réussi. Dans l'ensemble, l'équilibre hydrominéral des invertébrés terrestres est tout à fait différent de celui des animaux aquatiques, car ils doivent faire face à des apports limités d'eau et à des pertes d'eau par évaporation au niveau de leur tégument. Quelques-uns des mécanismes excréteurs des invertébrés sont détaillés dans les paragraphes suivants.

### Vacuoles contractiles

Certains protistes et des invertébrés marins (protozoaires, cnidaires, échinodermes, éponges) n'ont pas de structures excrétrices spécialisées et les déchets diffusent simplement dans l'eau isosmotique environnante. Chez quelques espèces d'eau douce, des cellules superficielles pompent l'eau hors du corps. Beaucoup d'espèces d'eau douce (protozoaires, éponges), toutefois, ont des vacuoles contractiles qui assurent ce travail. Les **vacuoles contractiles** sont des dispositifs mus par de l'énergie qui expulsent l'eau de cellules individuelles exposées à des environnements hypoosmotiques (Figure 28.9).

### Protonéphridies

Bien que quelques groupes de métazoaires invertébrés n'ont pas de structures excrétrices connues, la plupart ont des **néphridies** (Gr. *nephros*, rein) qui servent à l'excrétion, l'osmorégulation ou les deux à la fois. Le premier type de néphridie apparu au cours de l'évolution des animaux fut probablement la **protonéphridie** (Gr. *protos*, premier + néphridie).

Le système pronéphridien le plus simple est celui de la cellule-flamme présente chez les rotifères, quelques annélides, les larves de mollusques et certains vers plats (Figure 28.10) qui vivent en eau douce. Le système excréteur protonéphridial comprend un réseau de canaux excréteurs qui s'ouvrent à l'extérieur par des pores excréteurs. Des **cellules-flammes** en forme d'ampoules sont localisées le long des canaux excréteurs. Le liquide interstitiel est filtré au niveau de ces cellules par le battement des cils (les cils forment la flamme de la cellule) qui le propulse vers les canaux puis hors du corps. De tels systèmes interviennent principalement dans l'élimination de l'excès d'eau. Les déchets azotés diffusent simplement à travers la surface corporelle vers l'eau environnante.

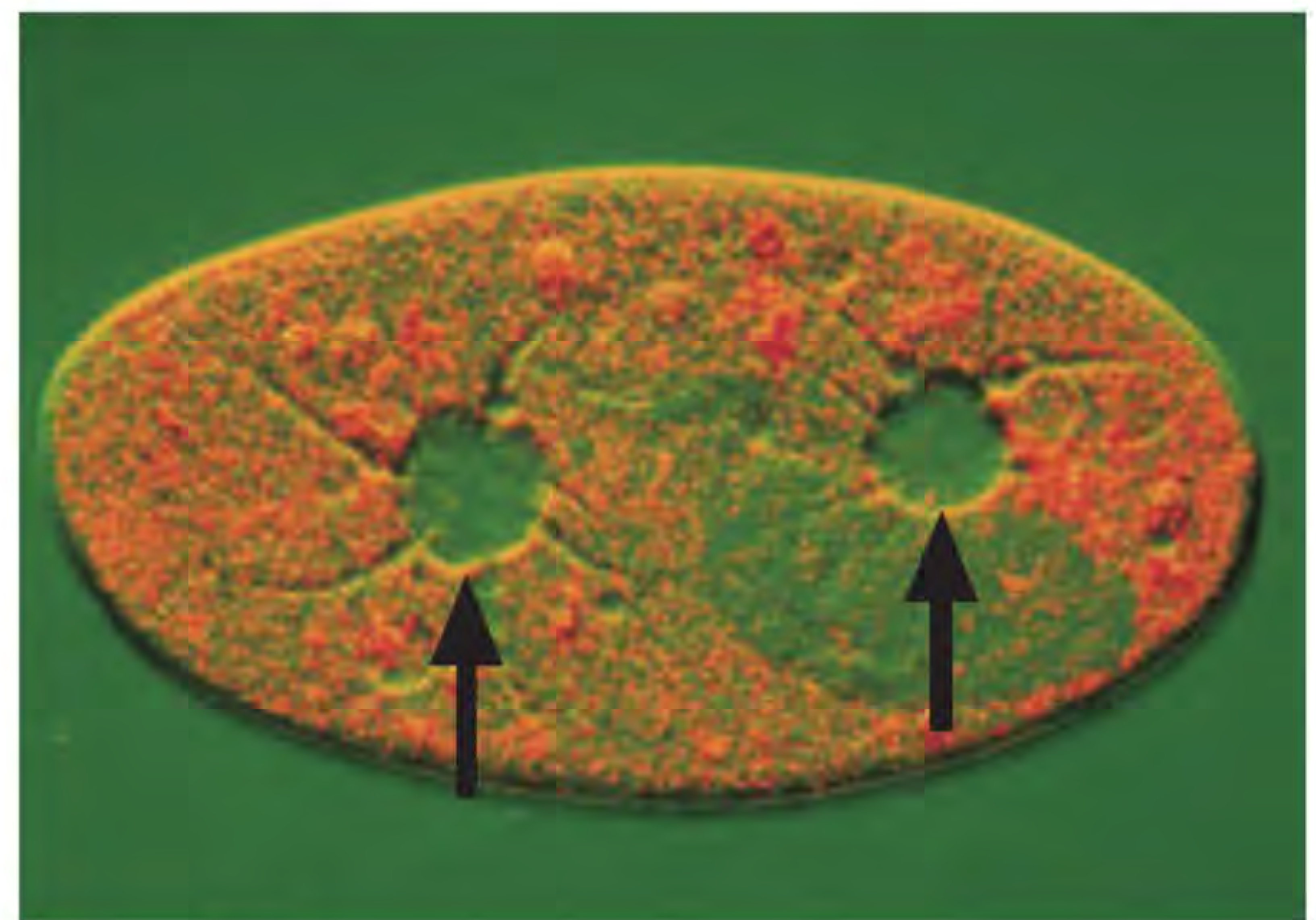


**FIGURE 28.9**

**Vacuoles contractiles.** Microphotographie (× 100) montrant la localisation des deux vacuoles contractiles (flèches noires) dans une paramécie (*Paramecium*) colorée. Noter les petits tubules rayonnant autour de chaque vacuole. Ils collectent l'eau et la déverse dans la vacuole qui l'expulse par un pore.

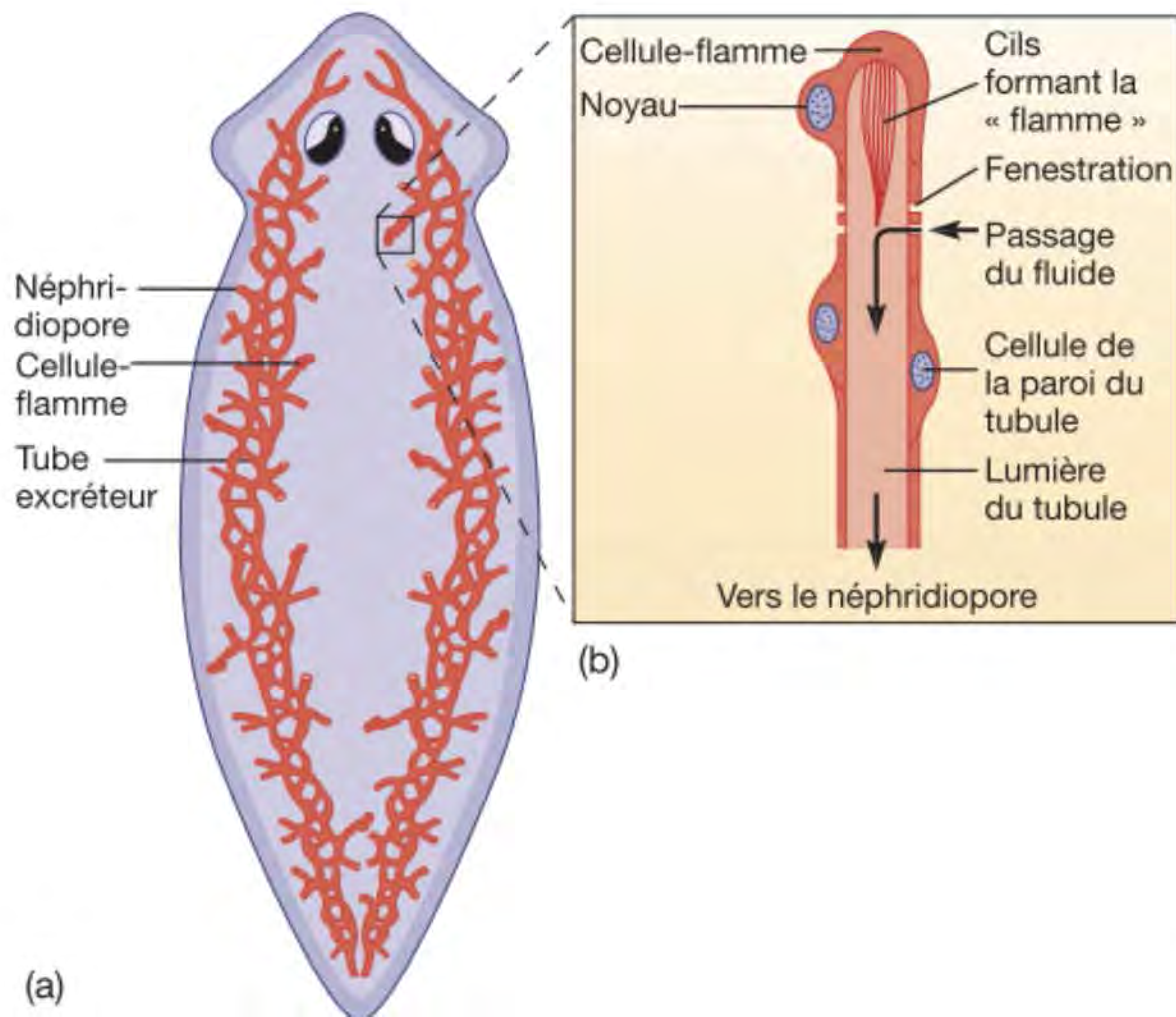



**FIGURE 28.10**

**Système protonéphridial (excréteur) d'un Turbellarié.** (*a*) Le système est localisé dans le mésenchyme et consiste en un réseau de fins tubules qui court le long de chaque côté de l'animal et s'ouvre à la surface par de minuscules pores excréteurs ou néphridiopores. (*b*) Les nombreuses ramifications des tubules ont leurs extrémités coiffées par une cellule-flamme.

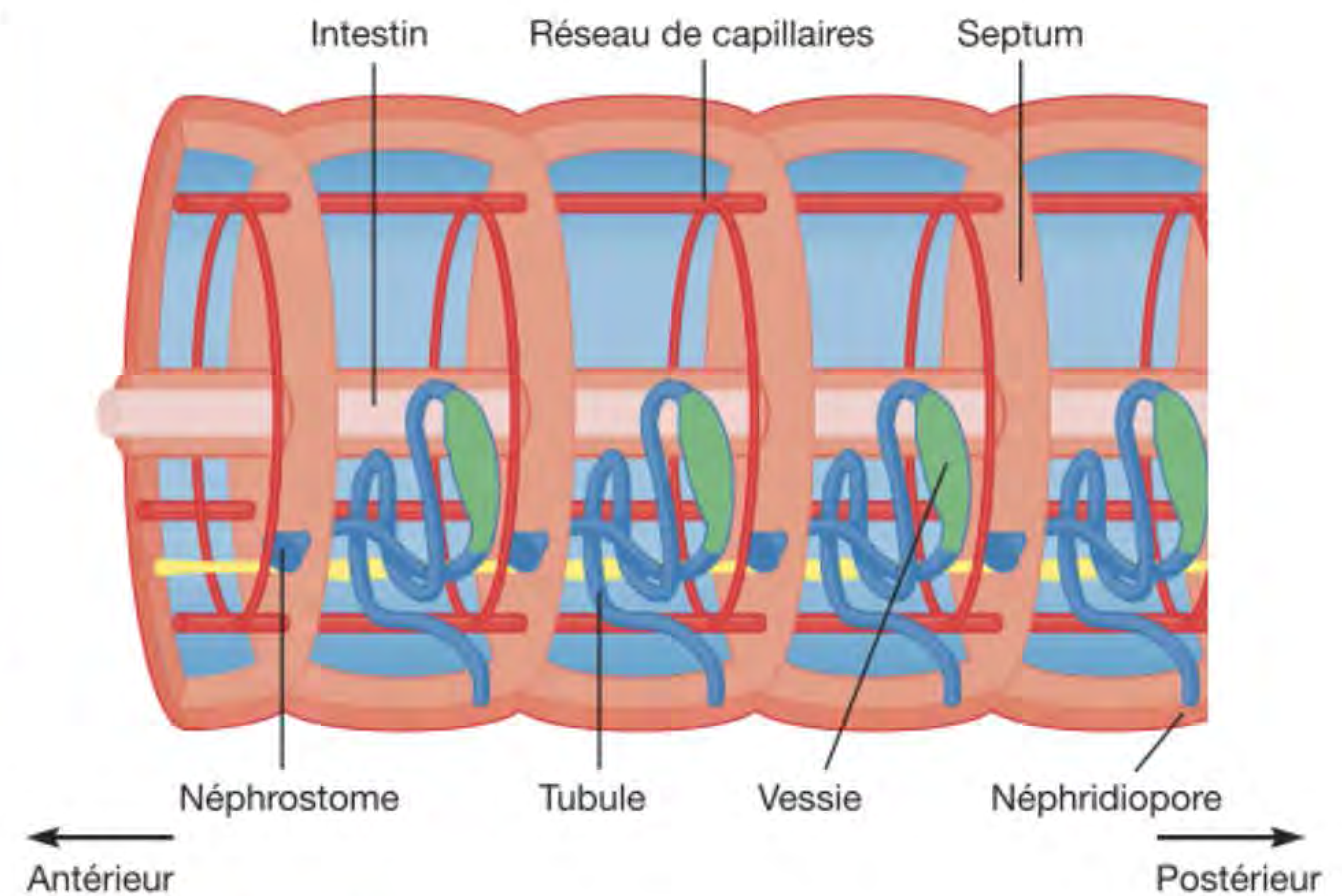



**FIGURE 28.11**

**Métanéphridie de ver de terre.** La métanéphridie s'ouvre par un néphrostome cilié dans la cavité d'un segment et le néphridiopore est localisé dans le segment adjacent suivant. La partie tubulaire de la métanéphridie est enroulée et entourée d'un réseau de capillaires. Les déchets sont stockés dans une vessie avant d'être expulsés à l'extérieur. La plupart des segments renferment deux métanéphridies.

## Métanéphridies

Un type plus avancé de structure excrétrice rencontrée chez les invertébrés est la **métanéphridie** (Gr. *meta*, plus loin + néphridie). Protonéphridies et métanéphridies ont de nettes différences structurales. Les deux s'ouvrent à l'extérieur, mais les métanéphridies (1) s'ouvrent également à l'intérieur sur les fluides corporels et (2) sont multicellulaires.

La plupart des annélides (comme le ver de terre commun) et de nombreux autres invertébrés ont un système excréteur métanéphridial. Il faut se rappeler que le corps du ver de terre est divisé en segments (métamères) et que chacun d'eux a une paire de métanéphridies. Une métanéphridie débute par un entonnoir cilié, le néphrostome, qui s'ouvre dans la cavité coelomique d'un segment et se poursuit, dans le segment adjacent, par un tubule contourné (Figure 28.11 ; *voir aussi Figure 12.8*). En même temps que le liquide filtré, entraînés par le battement des cils, se déplacent dans le tubule, des ions sont réabsorbés par le réseau de capillaires qui l'entoure. Chaque tubule est élargi en une vésicule qui se vide de l'urine et l'expulse à l'extérieur par un orifice appelé néphridiopore. Chaque jour un ver de terre peut produire un volume d'urine égal à 60 % du poids de son corps.

Le système excréteur des mollusques est de type protonéphridial chez les stades larvaires et de type métanéphridial chez les adultes.

## Glandes antennaires (vertes) et maxillaires

Chez les crustacés qui ont des branchies, les déchets azotés sont évacués à leur niveau par simple diffusion. La plupart des crustacés éliminent de l'ammoniac, mais certains excrètent également un peu d'urée et d'acide urique. Par conséquent, les organes excréteurs des espèces d'eau douce sont plus impliqués dans la réabsorption des ions et l'élimination de l'eau que dans celle des déchets azotés. Les organes excréteurs de certains crustacés (écrevisses, crabes) portent le nom de **glandes antennaires** ou **glandes vertes** en raison de leur localisation à proximité des antennes et de leur couleur verte (Figure 28.12). L'extrémité aveugle de la glande est dans l'hémocoele et baigne dans l'hémolymphe. La filtration s'effectue par diffusion favorisée par la pression exercée par l'hémolymphe provoquée par les contractions du cœur. Les crustacés marins ont un canal néphridial court et produisent une urine qui est isosmotique à leur hémolymphe. Le canal néphridial est plus long chez les espèces d'eau douce, ce qui offre une plus grande surface pour le transport des ions.

Chez d'autres crustacés (des malacostracés comme les crevettes et les cloportes), les organes excréteurs sont localisés au niveau des segments maxillaires et sont désignés comme **glandes maxillaires**. Dans les tubules des glandes maxillaires, l'urine primitive, issue de la filtration de l'hémolymphe, est modifiée par réabsorption sélective et sécrétion au cours de son trajet.

## Tubules de Malpighi

Les insectes ont un système excréteur structuré autour de la partie terminale du tube digestif et des **tubules de Malpighi** (du nom de Marcello Malpighi, anatomiste italien, 1628-1694) qui lui sont rattachés (Figure 28.13). L'excrétion met en jeu le transport actif des ions potassium dans les tubules à partir de l'hémolymphe environnante et le mouvement osmotique de l'eau qui l'accompagne. Les déchets azotés (acide urique) entrent aussi dans les tubules. Au cours de son trajet dans les tubules le fluide perd de l'eau et des ions qui sont réabsorbés. Tout l'acide urique passe dans le tube digestif et est évacué dans les fèces. Le système excréteur des insectes, qui assure une conservation très efficace de l'eau, est une adaptation clef qui a contribué à leur immense succès sur terre.

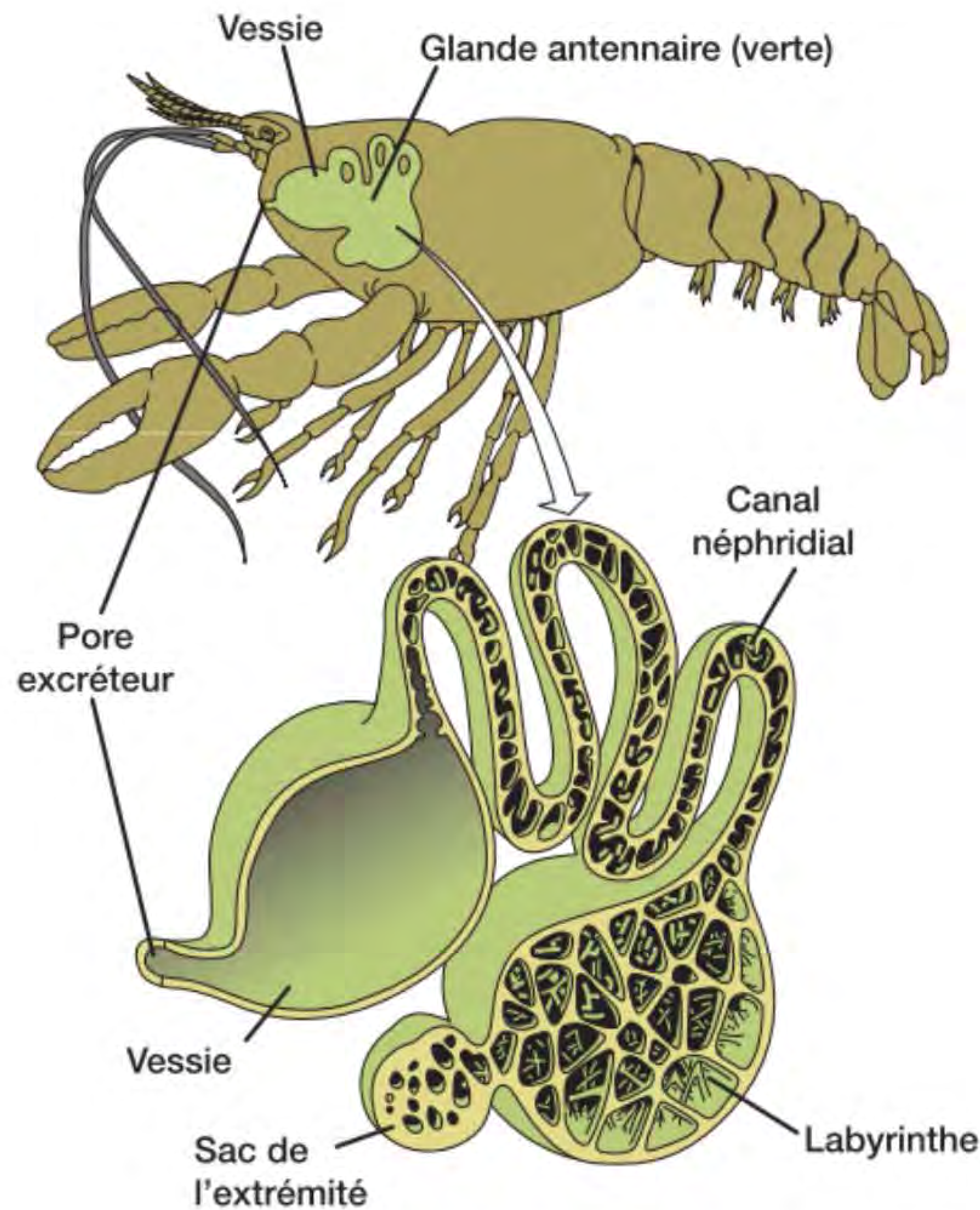



**FIGURE 28.12**

**Glande antennaire (verte) d'une écrevisse.** La glande antennaire, qui se situe en avant et des deux côtés de l'œsophage, comprend une extrémité en forme de sac qui collecte le fluide par filtration et un labyrinthe. La paroi du labyrinthe, repliée et glandulaire, est un site majeur de réabsorption. Le labyrinthe se poursuit par un canal néphridial qui débouche dans une vessie. De la vessie, un conduit court aboutit au pore excréteur.

Retracé avec la permission de W.K. Purves et G.H. Orians. LIFE :THE SCIENCE OF BIOLOGY , 2nd Edition. Copyright © 1987 Sinauter Associates, Inc., Sunderland, MA.

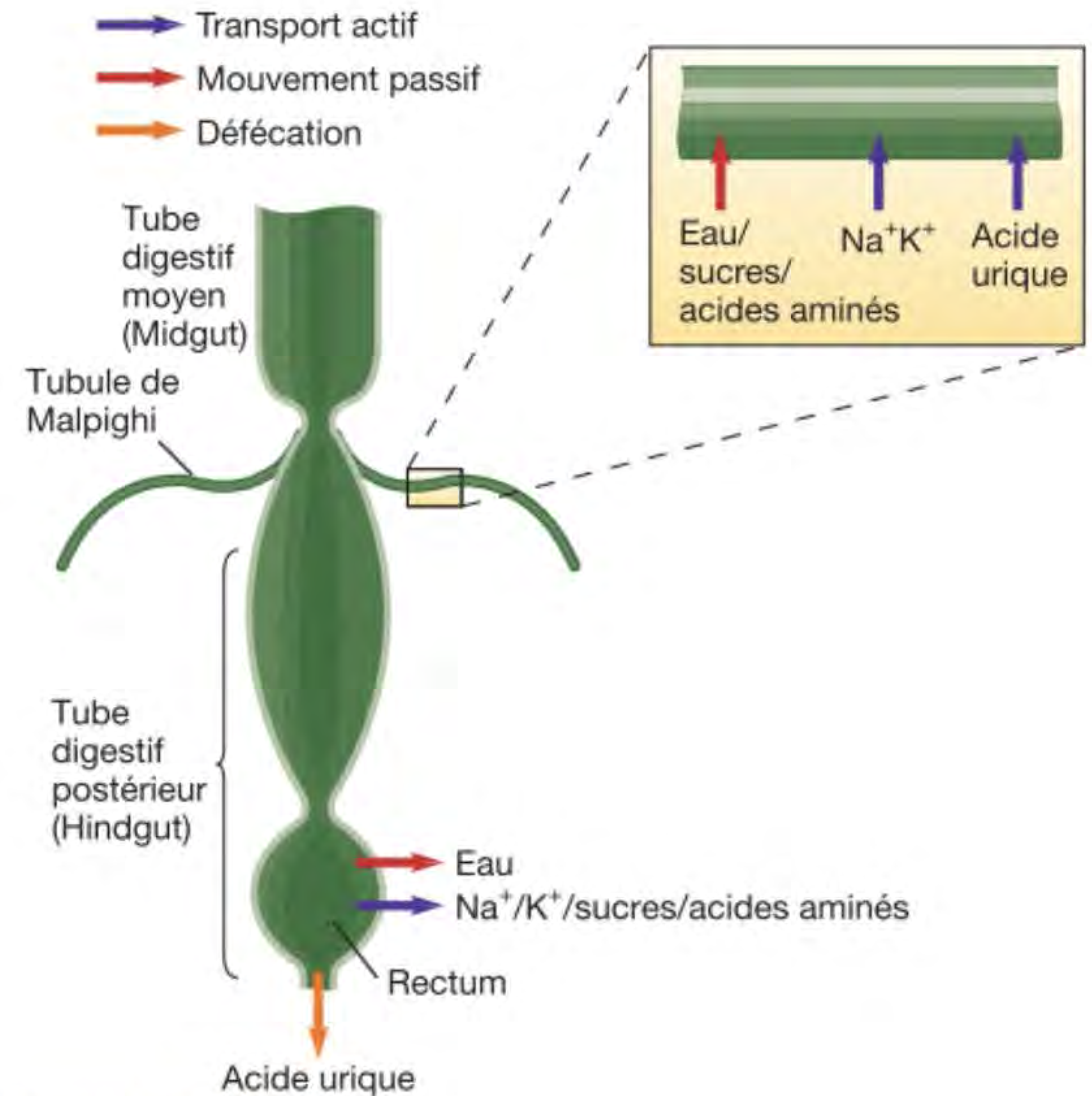



**FIGURE 28.13**

**Tubules de Malpighi.** Les tubules de Malpighi éliminent les déchets azotés (acide urique) de l'hémocoele. Différents ions sont transportés de façon active à travers l'épithélium du tubule. L'eau suit le mouvement des ions et véhicule des acides aminés, des sucres et un peu de déchets azotés passivement. Une partie de l'eau, des ions et des composés organiques est réabsorbée dans la portion basale des tubules de Malpighi et au niveau du tube digestif postérieur (hindgut) ; une autre l'est au niveau du rectum. L'acide urique qui progresse dans le hindgut est excrété dans les fèces.

(N. d. T. Les termes anglo-saxons de Midgut et Hindgut, qui font partie du langage scientifique courant, sont conservés).

## Glandes coxales

Les **glandes coxales** (L. *coxa*, hanche) sont communes chez les arachnides (araignées, scorpions, tiques, mites). Ce sont des sacs sphériques qui ressemblent aux néphridies des annélides (Figure 28.14). Les déchets sont récupérés à partir de l'hémolymphe présente dans l'hémocoele et évacués par des pores qui s'ouvrent au niveau de l'article proximal (coxa) d'une ou de plusieurs pattes. Des observations suggèrent que les glandes coxales peuvent aussi intervenir dans la libération de phéromones.

D'autres espèces d'arachnides ont des tubules de Malpighi, à la place ou en plus des glandes coxales. Chez certaines d'entre elles, toutefois, ces tubules interviendraient dans la production de soie plutôt que dans l'excrétion.

### Synthèse de la section 28.3

Les vacuoles contractiles sont présentes chez les protozoaires ; les protonéphridies le sont chez certains vers plats ; les métanéphridies chez les vers de terre ; les glandes antennaires (verts) chez l'écrevisse ; les tubules de Malpighi chez les insectes et les glandes coxales chez les arachnides.

***En quoi les fonctions des tubules de Malpighi et des reins sont-elles similaires ?***

## 28.4 Systèmes excréteurs des vertébrés

### Compétences à acquérir

1. Préciser les trois fonctions physiologiques clefs que les vertébrés utilisent pour assurer l'osmorégulation.
2. Comparer et faire ressortir les différences entre l'osmorégulation des poissons d'eau douce et celle des poissons marins.
3. Décrire les constituants principaux du rein d'un vertébré.

Les vertébrés font face aux mêmes problèmes que les invertébrés dans le contrôle de l'équilibre hydrominéral. Généralement, les pertes d'eau sont exactement compensées par les gains (Tableau 28.1). Les gains se font par absorption de liquides au niveau du petit et du gros intestin et par les réactions métaboliques pour lesquelles l'eau est le produit final. Les pertes ont pour origine l'évaporation au niveau des surfaces respiratoires et du tégument, la sudation ou l'halètement, l'élimination dans les fèces et l'excrétion au niveau du système excréteur.

Les pertes de solutés doivent aussi être compensées par des gains. Les gains se font par absorption des minéraux au niveau des intestins, du tégument ou des branchies, par des sécrétions de diverses glandes ou des branchies, ou par le métabolisme (produits de réactions de dégradation). Les vertébrés perdent des solutés dans la sueur, les fèces, l'urine, dans les sécrétions des branchies et comme déchets du métabolisme. Les déchets métaboliques majeurs qui doivent être éliminés sont l'ammoniac, l'urée et l'acide urique.

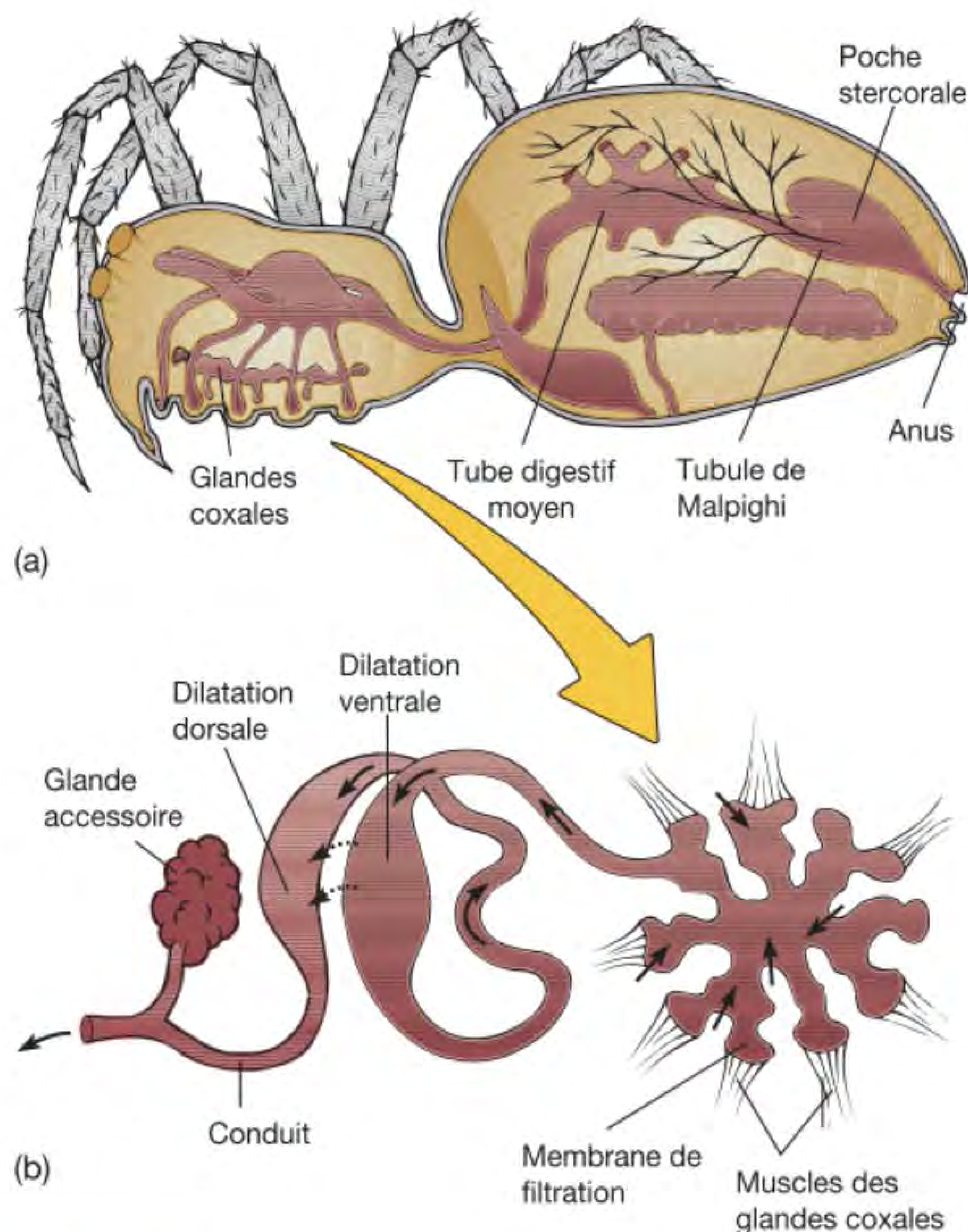



**FIGURE 28.14**

**Glandes coxales des arachnides.** (*a*) Le tube digestif et les systèmes excréteurs d'une araignée. La poche stercorale est un diverticule du hindgut qui stocke les déchets avant leur élimination. (*b*) Les muscles de la glande coxale s'attachent à la fine membrane de filtration du saccule. Ces muscles provoquent la filtration et le flux de liquide (flèches noires) dans le conduit tubulaire en se contractant et se relâchant alternativement. L'eau et les solutés sont réabsorbés à travers la paroi du conduit tubulaire.

Les vertébrés vivent dans l'eau salée, l'eau douce et sur terre ; chacun de ces milieux soulève différents problèmes concernant l'eau et les solutés auxquels les vertébrés apportent des solutions différentes. La section qui suit décrit les processus que les vertébrés mettent en jeu pour éviter les pertes ou les gains trop importants d'eau et ainsi maintenir une concentration équilibrée, homéostatique des solutés dans leur milieu intérieur. L'excrétion de certains déchets métaboliques est aussi couplée à la balance osmotique et est traitée avec le système urinaire.

## Comment les vertébrés accomplissent l'osmorégulation

Des mécanismes variés ont évolué chez les vertébrés pour résoudre leurs problèmes osmorégulateurs et la plupart d'entre eux sont des adaptations de leur système urinaire. Comme cela a été présenté dans le Chapitre 26, les vertébrés ont un système circulatoire clos qui contient du sang sous pression. Cette pression est la force qui conditionne la filtration du sang au niveau du rein, organe où les trois fonctions clefs suivantes se déroulent :

1. Filtration, au cours de laquelle le sang passe à travers un filtre qui retient les cellules sanguines, les protéines et d'autres solutés de grande taille, mais laisse passer les petites molécules, les ions et l'urée.
2. Réabsorption, au cours de laquelle des ions et des molécules sont sélectivement retirés du filtrat et restituées au courant sanguin.
3. Sécrétion, par laquelle des ions et des produits terminaux du métabolisme (comme $K^+$, $H^+$, $NH_3$), présents dans le sang, sont ajoutés au filtrat pour être éliminés.




## Évolution du rein de vertébré

Les vertébrés ont deux reins localisés dans la région dorsale de la cavité abdominale, de chaque côté de l'aorte. Chaque rein est entouré d'un manteau de tissu conjonctif formant la capsule rénale (L. *renes*, rein). La région interne du rein est la médulla ; celle qui est située entre la médulla et la capsule représente le cortex.

La structure et la fonction des reins de vertébrés diffèrent, selon les groupes taxonomiques et le stade de développement. D'une façon générale, il y a trois types de reins : pronéphros, mésonéphros et métanéphros. Le **pronéphros** (L. *pro*, avant + *nephros*, rein) est un organe transitoire, présent chez les embryons de beaucoup de vertébrés, mais pas chez ceux des mammifères (Figure 28.15*a*). Chez certains vertébrés, le pronéphros est le premier organe osmorégulateur et excréteur de l'embryon (têtards et autres larves d'amphibiens) ; chez d'autres, il subsiste à l'état adulte (myxines) (sous forme d'organe lymphoïde qui a perdu toute fonction excrétrice ou d'organe excréteur réduit, constituant le rein céphalique de quelques téléostéens comme le chabot, le périophtalme ou le dragonnet N. d. T.).

**TABLEAU 28.1**
**VALEURS MOYENNES DES GAINS ET PERTES D'EAU CHEZ L'HOMME ET LE RAT KANGOUROU**

| VERTÉBRÉS | GAIN D'EAU (ML) | | PERTE D'EAU (ML) | |
|---|---|---|---|---|
| Homme (par jour) | Ingérée dans nourriture solide | 1 200 | Fèces | 100 |
| | Ingérée comme liquides | 1 000 | Urine | 1 500 |
| | Produite par le métabolisme | 350 | Peau et poumons | 950 |
| | **Total** | 2 550 | | 2 500 |
| Rat kangourou (sur 4 semaines) | Ingérée dans nourriture solide | 6 | Fèces | 3 |
| | Ingérée dans liquides | 0 | Urine | 13 |
| | Produite par le métabolisme | 54 | Peau et poumons | 44 |
| | **Total** | 60 | | 40 |

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

### L'importance de l'eau dans l'évolution des systèmes osmorégulateurs et excréteurs

Dans une perspective biologique, l'eau est le berceau de la vie. La chimie de la vie est la chimie de l'eau. Les trois quarts de la terre sont couverts d'eau. Quand la vie est apparue, l'eau constituait un milieu dans lequel les autres molécules pouvaient se déplacer et interagir sans être figées par des liaisons. La vie a évolué dans une eau peu profonde et salée, trois millions d'années avant d'envahir la terre. Même aujourd'hui, la vie est inextricablement liée à l'eau. La plupart des cellules sont environnées d'eau et ce fluide extracellulaire reflète la composition de la mer primitive dans laquelle la vie a pris naissance ; les cellules elles-mêmes renferment près de 70% d'eau. L'eau est la seule substance commune à exister dans la nature sous trois états différents : solide, liquide et gazeux. L'abondance de l'eau est la raison principale pour laquelle la terre est habitable.

La capacité des animaux à survivre dans des environnements osmotiquement différents a trouvé son apogée chez les groupes d'animaux plus avancés avec la mise en place de milieux intérieurs stables. De tels milieux protègent les cellules et les tissus des changements extrêmes de l'environnement. Dans l'ensemble, la distribution géographique restreinte des animaux dépend de deux conditions environnementales, la température et l'osmolarité. L'osmorégulation concerne la façon dont l'animal régule l'équilibre des solutés et les gains et pertes d'eau. L'évolution des mécanismes d'osmorégulation a permis aux organismes de coloniser des environnements nouveaux et différents. La dispersion géographique est un mécanisme important pour la divergence des espèces dans le processus de l'évolution. Par exemple, si les arthropodes et les vertébrés n'avaient pas mis en place des mécanismes physiologiques régulant l'osmolarité de leurs compartiments extracellulaires, ils n'auraient pas pu envahir les environnements d'eau douce et terrestres hostiles, où l'isolement génétique et de nouvelles pressions sélectives ont entraîné divergence et spéciation. En l'absence d'arthropodes et de vertébrés terrestres, d'autres groupes comme les plantes auraient évolué différemment, et la vie terrestre aurait été très différente de ce qu'elle est aujourd'hui.

Finalement, à travers ce livre, vous avez saisi le fait que les insectes constituent le groupe animal qui a eu le plus de succès en terme de nombre d'espèces. Ils peuvent survivre à la fois dans les environnements terrestres et d'eau douce. Toutefois, il est intéressant d'un point de vue évolutif qu'il n'y ait pratiquement aucune espèce dans les habitats les plus larges que sont les océans. L'une des hypothèses est ciblée sur leur système excréteur. Les tubules de Malpighi (*voir Figure 28.13*) et le tube digestif postérieur des insectes sont fondamentalement, physiologiquement et anatomiquement incapables de fonctionner en eau de mer.

Durant le développement embryonnaire des amniotes, ou au cours de la métamorphose des amphibiens, le mésonéphros remplace le pronéphros (Figure 28.15*b*). Le **mésonéphros** (Gr. *mesos*, milieu + L. *nephros*, rein) est le rein fonctionnel embryonnaire de beaucoup de vertébrés et aussi celui des poissons et amphibiens adultes (anamniotes). Le mésonéphros cède la place au **métanéphros** (Gr. *meta*, au-delà + L. *nephros*, rein) chez les amniotes adultes, reptiles, oiseaux et mammifères (Figure 28.15*c*).

Les différences physiologiques entre ces trois types de reins portent sur le nombre d'unités fonctionnelles de filtration du sang qu'ils renferment. Le pronéphros se différencie dans la portion antérieure de la cavité abdominale et contient un petit nombre d'unités comparé aux deux autres. Le nombre élevé d'unités anatomo-fonctionnelles dans le rein métanéphrique (ou métanéphrotique) a permis aux vertébrés de faire face aux contraintes rigoureuses de l'osmorégulation et de l'excrétion dans les milieux d'eau douce (milieu dulcicole) et terrestres.

Ce qui suit présente les stratégies sélectionnées par quelques vertébrés pour maintenir l'équilibre hydrominéral dans différents habitats – mers, eau douce et terre (Tableau 28.2).

### *Les poissons cartilagineux (Elasmobranches) retiennent l'urée et expulsent les électrolytes vers le milieu environnant*

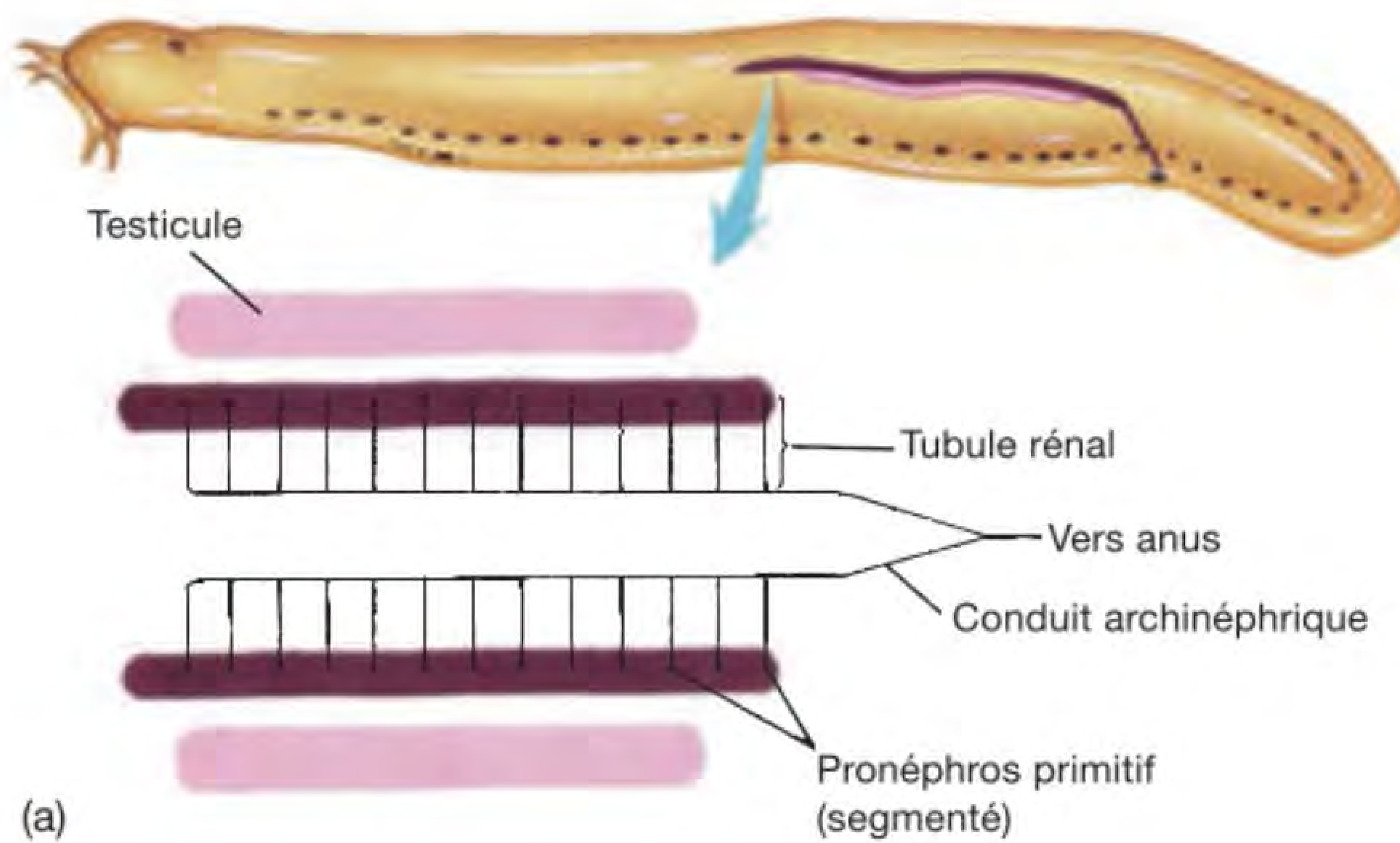
Les requins et les organismes apparentés (raies) ont un mésonéphros et ont résolu leur problème osmotique selon des voies différentes de celles des poissons osseux (Figure 28.15*b*). Les ions ne sont pas éliminés par les reins, mais par une **glande rectale** qui sécrète une solution concentrée en sels (NaCl). Pour réduire la perte d'eau, ils accumulent deux molécules organiques – urée et triméthylamine oxyde (TMAO) – dans leur milieu intérieur de manière à élever l'osmolarité et l'amener à une valeur égale ou plus élevée que celle de l'eau de mer.

L'urée dénature les protéines et inhibe les enzymes alors que TMAO a les effets contraires. Les deux molécules neutralisent leurs effets, augmentent la pression osmotique et n'interfèrent pas avec les protéines et l'activité des enzymes. Cette réciprocité porte le nom de **stratégie de lutte des osmolytes**.

De nombreux autres poissons ainsi que des invertébrés ont sélectionné le même mécanisme et exploitent des paires d'osmolytes neutralisants pour élever la pression osmotique de leurs fluides internes.

### *Les téléostéens (poissons) d'eau douce doivent rejeter l'eau et retenir les électrolytes*

La plupart des téléostéens ont des mésonéphros. Comme le milieu intérieur des ces poissons est hyperosmotique par rapport à l'eau douce (*voir Tableau 28.2*) l'eau a tendance à pénétrer provoquant une hydratation excessive ou un gonflement (Figure 28.1*c*). Dans le même temps, les ions ont tendance à sortir. Une solution au problème est que ces poissons ne boivent pas. Leur corps est recouvert de mucus qui fait obstacle à l'entrée de l'eau. Ils absorbent les ions par transport actif à travers les branchies. Ils excrètent aussi un volume important d'eau sous forme d'urine très diluée.



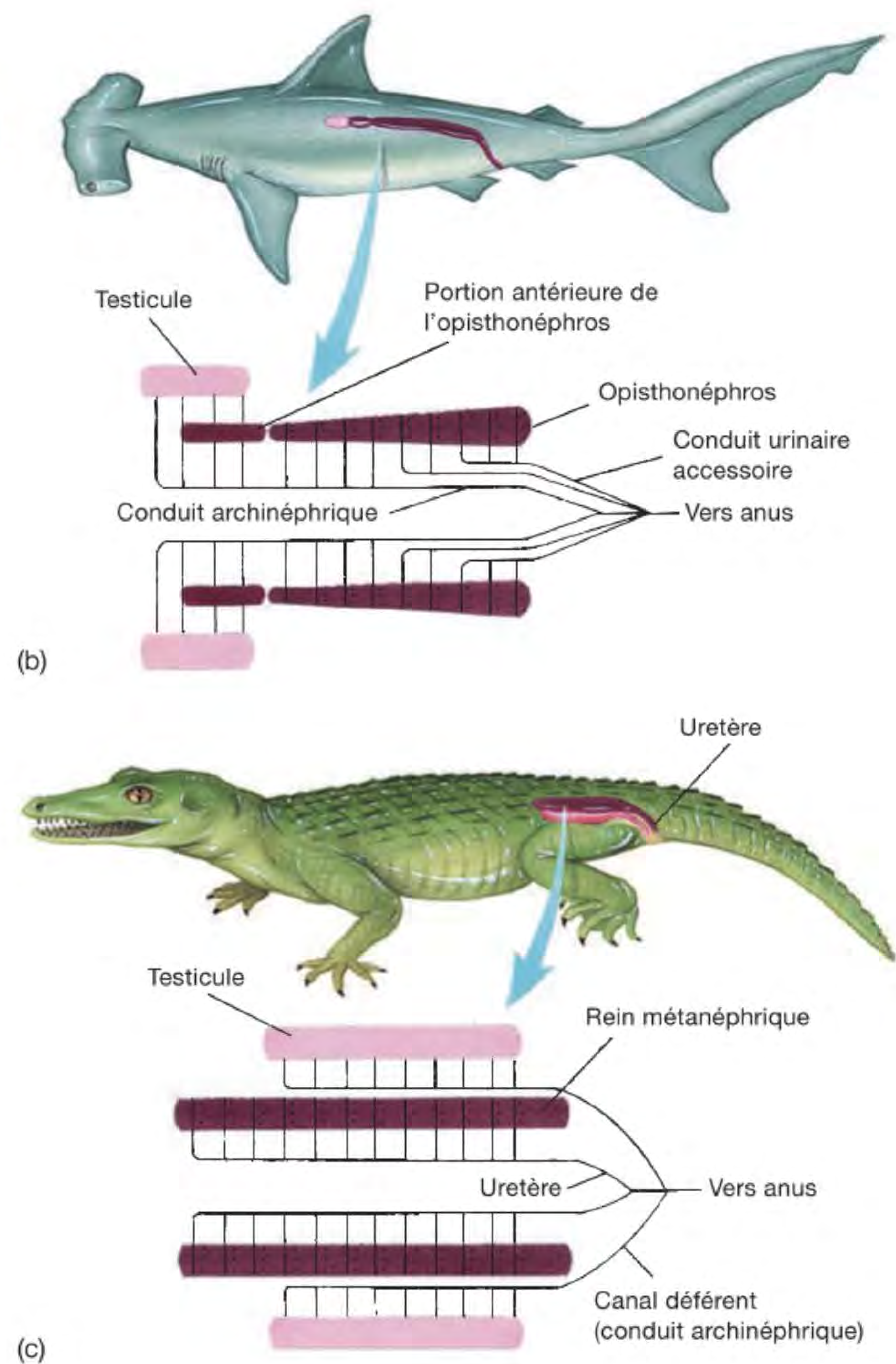
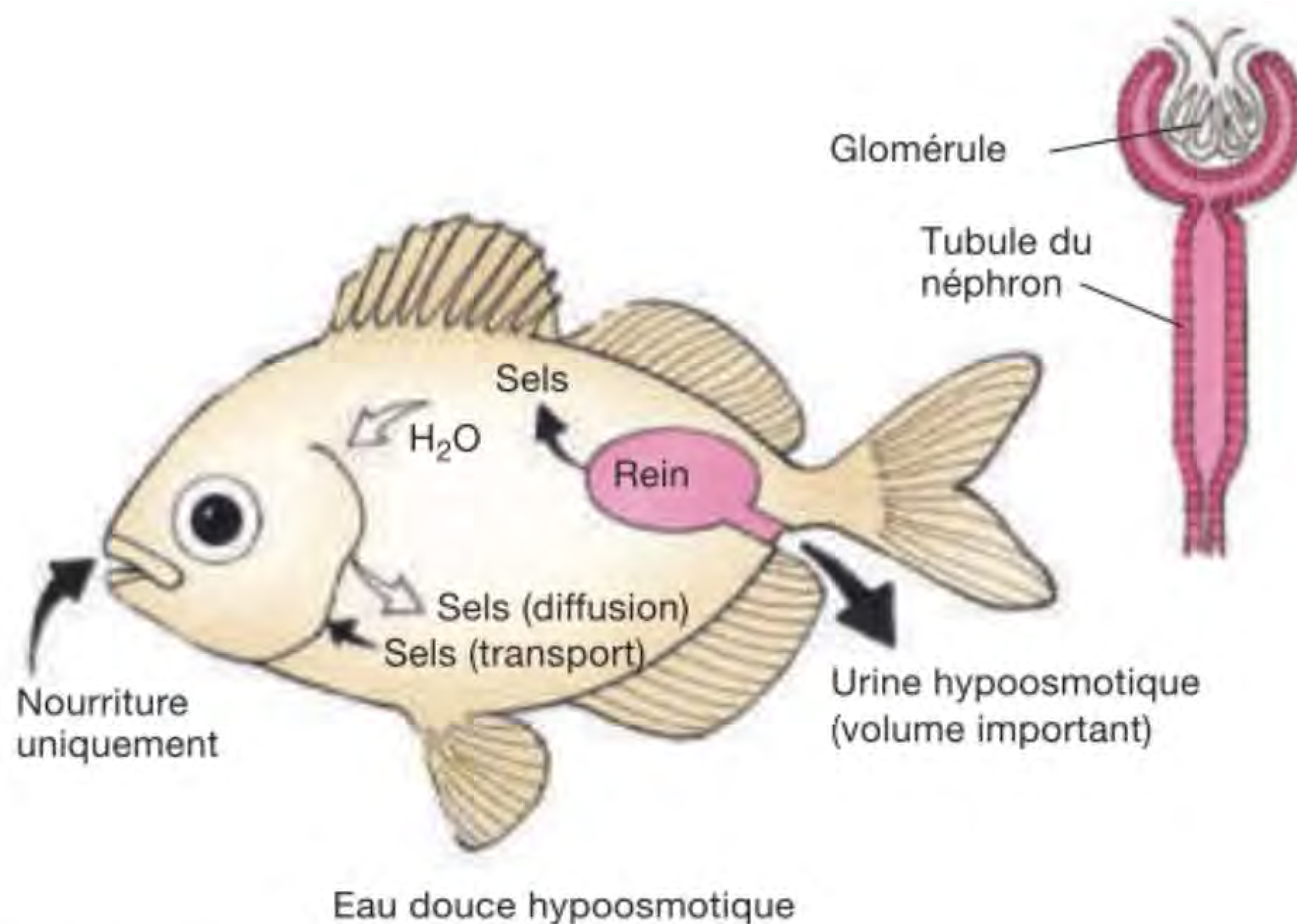




**FIGURE 28.15**

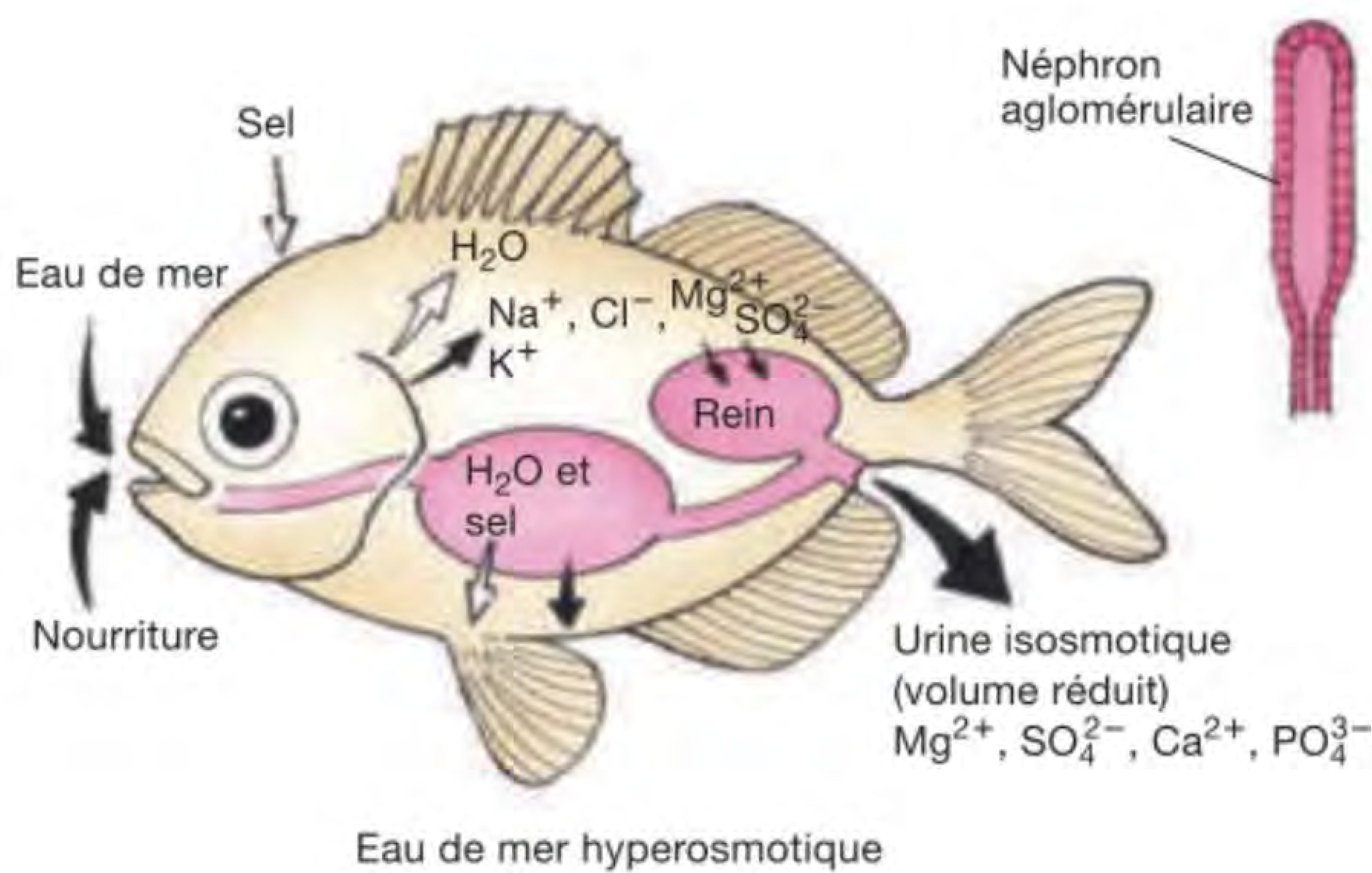
**Types de reins chez les vertébrés et leurs relations avec le système reproducteur mâle.** Les portions colorées en brun représentent le mésoderme à l'origine des reins et des gonades à la fois. Noter qu'il occupe une longueur importante du corps au cours du développement. (*a*) Le rein primitif de type pronéphrique est trouvé chez les myxines adultes et les embryons de poissons et d'amphibiens. Il est localisé antérieurement, contient des tubules rénaux à disposition segmentaire qui relient le corps du pronéphros au conduit archinéphrique. Noter que les testicules sont séparés des reins. (*b*) Le mésonéphros est le rein fonctionnel des embryons d'amniotes et des anamniotes adultes. Le mésonéphros des anamniotes n'est pas exactement homologue au mésonéphros des amniotes. Il est donc souvent appelé opisthonéphros (cas du requin par exemple) (N. d. T.). La portion antérieure de l'opisthonéphros a une fonction hématopoïétique (formation des cellules sanguines) et intervient dans la sécrétion d'hormones sexuelles. Noter que les testicules sont à la hauteur de l'opisthonéphros antérieur et que le conduit archinéphrique achemine à la fois urine et spermatozoïdes. (*c*) Le métanéphros des amniotes adultes (reptiles, oiseaux et mammifères) est le rein le plus avancé. Noter que l'urine est transportée par des conduits nouveaux séparés, les uretères. Le conduit archinéphrique devient le canal déférent qui transporte le sperme. Le rein est plus compact et localisé plus caudalement dans le corps.

## TABLEAU 28.2
### Comment divers vertébrés maintiennent leur équilibre hydro-minéral

| ORGANISME | CONCENTRATION ENVIRONNEMENTALE PAR RAPPORT AUX FLUIDES CORPORELS | CONCENTRATION DE L'URINE PAR RAPPORT AU SANG | DECHET(S) AZOTE (S) MAJEUR (S) | ADAPTATION CLEF |
|---|---|---|---|---|
| Poissons d'eau douce | Hypoosmotique | Hypoosmotique | Ammoniac | Absorption des ions à travers les branchies |
| Poissons d'eau salée | Hyperosmotique | Isosmotique | Ammoniac | Sécrétion des ions à travers les branchies |
| Requins | Isosmotique | Isosmotique | Ammoniac | Sécrétion des ions par la glande rectale |
| Amphibiens et | Hypoosmotique | Très hypoosmotique | Ammoniac et urée | Absorption des ions à travers la peau |
| Reptiles marins | Hyperosmotique | Isosmotique | Ammoniac et urée | Sécrétion des ions par les glandes à sel |
| Mammifères marins | Hyperosmotique | Très hyperosmotique | Urée | Boivent peu d'eau |
| Mammifères du désert | Pas de comparaison | Très hyperosmotique | Urée | Produisent de l'eau métabolique |
| Oiseaux marins | Pas de comparaison | Faiblement hyperosmotique | Acide urique | Boivent de l'eau de mer et utilisent les glandes à sel |
| Oiseaux terrestres | Pas de comparaison | Faiblement hyperosmotique | Acide urique | Boivent de l'eau douce |




(a) **Téléostéens d'eau douce** (sang hyperosmotique)




(b) **Téléostéens marinss** (sang hypotonique)

**FIGURE 28.16**

**Osmorégulation.** Osmorégulation de poissons (*a*) d'eau douce (*b*) marins. Les flèches noires épaisses indiquent les mouvements passifs de capture ou de perte d'eau et des ions. Les flèches fines blanches et noires désignent les processus de transport actif au niveau des branchies et des néphrons. L'eau, les ions et les petites molécules organiques sont filtrés du sang dans le glomérule du néphron. Les composés essentiels du filtrat sont réabsorbés dans la partie tubulaire du néphron. Les poissons marins conservent l'eau en réduisant la taille du glomérule, donc la quantité d'eau et d'ions filtrée. Des ions peuvent être sécrétés du sang dans les tubules. Les poissons marins peuvent produire une urine qui est isosmotique au sang. Les poissons d'eau douce ont des systèmes à glomérules développés et des tubules courts. Ils filtrent de grandes quantités d'eau du sang et les tubules réabsorbent quelques ions du filtrat. Les poissons d'eau douce produisent une urine hypoosmotique.

## *Les téléostéens (poissons) marins doivent garder l'eau et excréter les électrolytes*

Bien que la plupart des groupes d'animaux aient probablement évolué dans la mer, beaucoup de poissons osseux marins devaient avoir des ancêtres dulcicoles, comme nous l'avons indiqué dans le Chapitre 18. Les poissons marins font face à un problème inverse – leur milieu intérieur est hypoosmotique par rapport à l'eau de mer (*voir Tableau 28.2*), l'eau tend à quitter le corps avec un risque de déshydratation (Figure 28.16*b*). Pour compenser, les poissons marins boivent de grandes quantités d'eau de mer et sécrètent, par transport actif au niveau des branchies, les ions $Na^+$, $Cl^-$ et $K^+$. Par ailleurs, un transport actif d'ions multivalents présents dans l'eau de mer (comme $Ca^{2+}$, $Mg^{2+}$, $SO_4^{2-}$ et $PO_4^{3-}$) se déroule au niveau des néphrons. Les ions sont ensuite éliminés dans une urine concentrée.

## *Certains poissons sont des téléostéens d'eau douce et de mer à la fois*

Certains poissons, durant leur cycle de vie, sont au contact des eaux douces et salées. Les jeunes du saumon de l'Atlantique descendent les cours d'eau douce où ils sont nés et gagnent la mer. Au lieu de récupérer activement des ions, il doit alors s'en débarrasser. Des années plus tard, le même saumon devenu adulte et mature sexuellement remonte dans l'habitat d'eau douce pour pondre. Les mécanismes de pompage s'inversent.

***Les amphibiens s'adaptent à leurs environnements*** Le rein amphibien est identique à celui des poissons d'eau douce (*voir Figure 28.16*), ce qui n'est pas surprenant puisque les amphibiens passent une grande partie de leur temps dans l'eau douce et, quand ils sont sur terre, se réfugient dans les endroits humides. Les amphibiens récupèrent de l'eau et des ions de leur nourriture et boisson, à travers la peau qui est au contact de substrats humides et à partir de la vessie urinaire (Figure 28.17). Cette prise contrebalance ce qui est perdu par évaporation et prévient donc le déséquilibre osmotique (*voir Tableau 28.2*).

La vessie urinaire d'une grenouille, d'un crapaud ou d'une salamandre, est un réservoir important d'eau et d'ions. Ainsi, quand l'environnement devient sec, la vessie s'élargit pour accumuler plus d'urine. Lorsque l'amphibien se déshydrate, une hormone cérébrale stimule le transfert d'eau de la vessie au milieu intérieur.

***Reptiles, oiseaux et mammifères sont capables de retenir l'eau et d'excréter une urine concentrée*** Les reins des reptiles, des oiseaux et des mammifères sont des métanéphros (*voir Figure 28.15c*). Ce sont les types les plus complexes, bien adaptés aux taux de métabolisme élevés de ces animaux.

Les reins de la plupart des amniotes peuvent éliminer plus d'eau que ceux des amphibiens et sont les principaux organes régulateurs dans le contrôle de la balance osmotique du milieu intérieur. Certains reptiles et oiseaux des déserts ou marins, qui consomment des nourritures salées ou de l'eau de mer, ont des concentrations internes de sels très élevées et ils perdent de l'eau par évaporation, dans leur urine et dans les fèces. Pour se débarrasser de l'excès de sel, ces animaux ont des glandes à sel localisées près des yeux ou dans la langue. Elles enlèvent l'excès de sel du sang et le sécrètent sous la forme de gouttelettes semblables à des larmes (Figure 28.18). Comme exemples, on peut citer les tortues vertes de mer, les albatros, les iguanes marins et les mouettes.

Les poumons représentent un site majeur de perte d'eau. Pour réduire la déperdition par évaporation, beaucoup de mammifères ont des cavités nasales qui fonctionnent comme des systèmes d'échange à contre-courant (Figure 28.19). Quand l'animal inhale (inspire), l'air passe dans les cavités nasales où il est réchauffé par les tissus avoisinants. Dans ce processus, la température des tissus chute. Quand l'air arrive dans les poumons, il est encore un peu plus réchauffé et est humidifié. Durant l'expiration, l'air chaud et humide qui quitte les poumons donne sa chaleur aux tissus de la

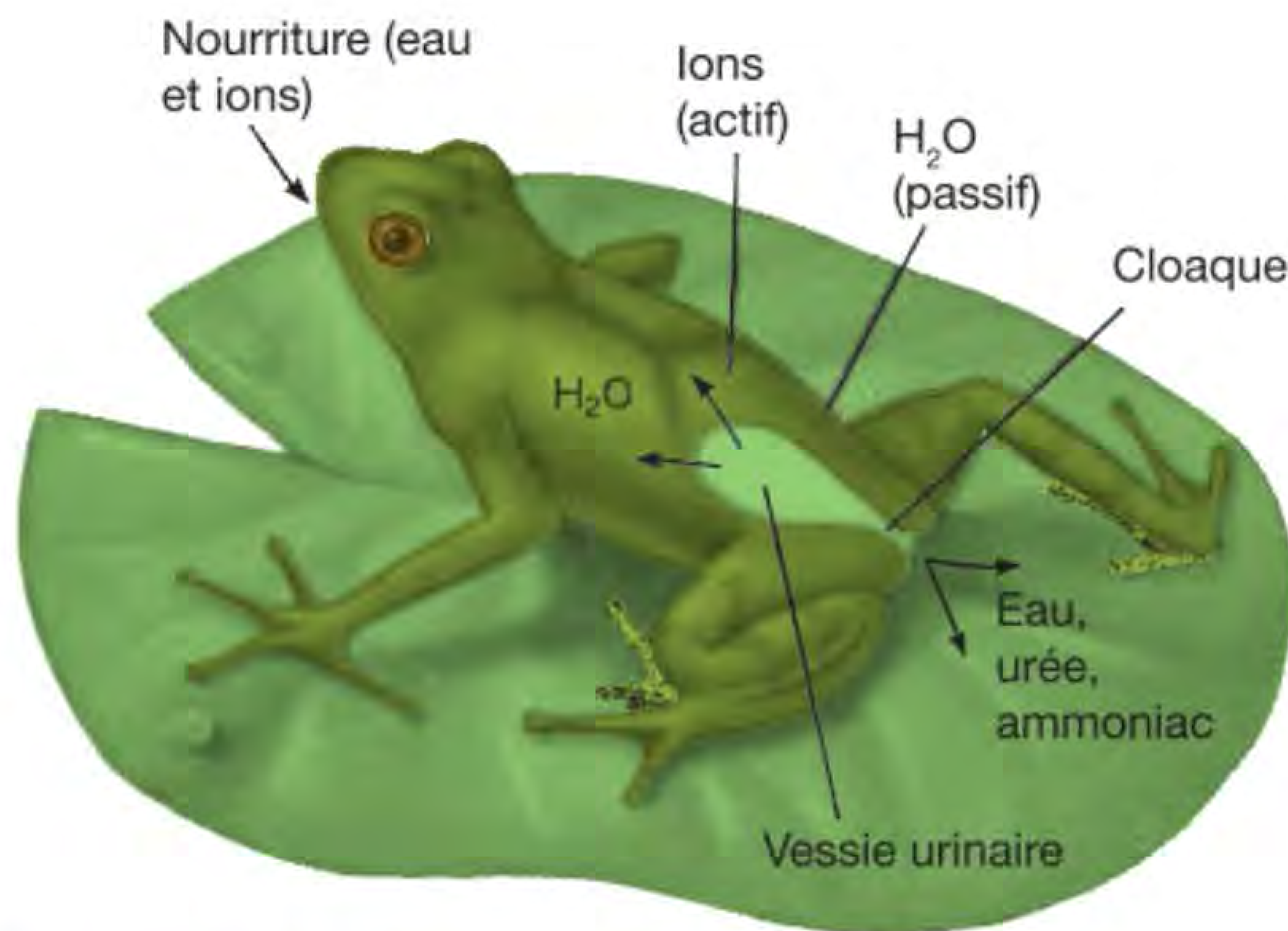



**FIGURE 28.17**

**Capture d'eau et d'ions chez un amphibien.** L'eau peut entrer dans la grenouille, apportée par la nourriture, à travers la peau hautement perméable ou à partir de la vessie urinaire. La peau transporte également de façon active les ions comme $Na^+$ et $Cl^-$ du milieu environnant. Les reins produisent une urine diluée en réabsorbant les ions $Na^+$ et $Cl^-$. L'urine s'écoule vers la vessie urinaire où la plupart des ions restants sont réabsorbés.

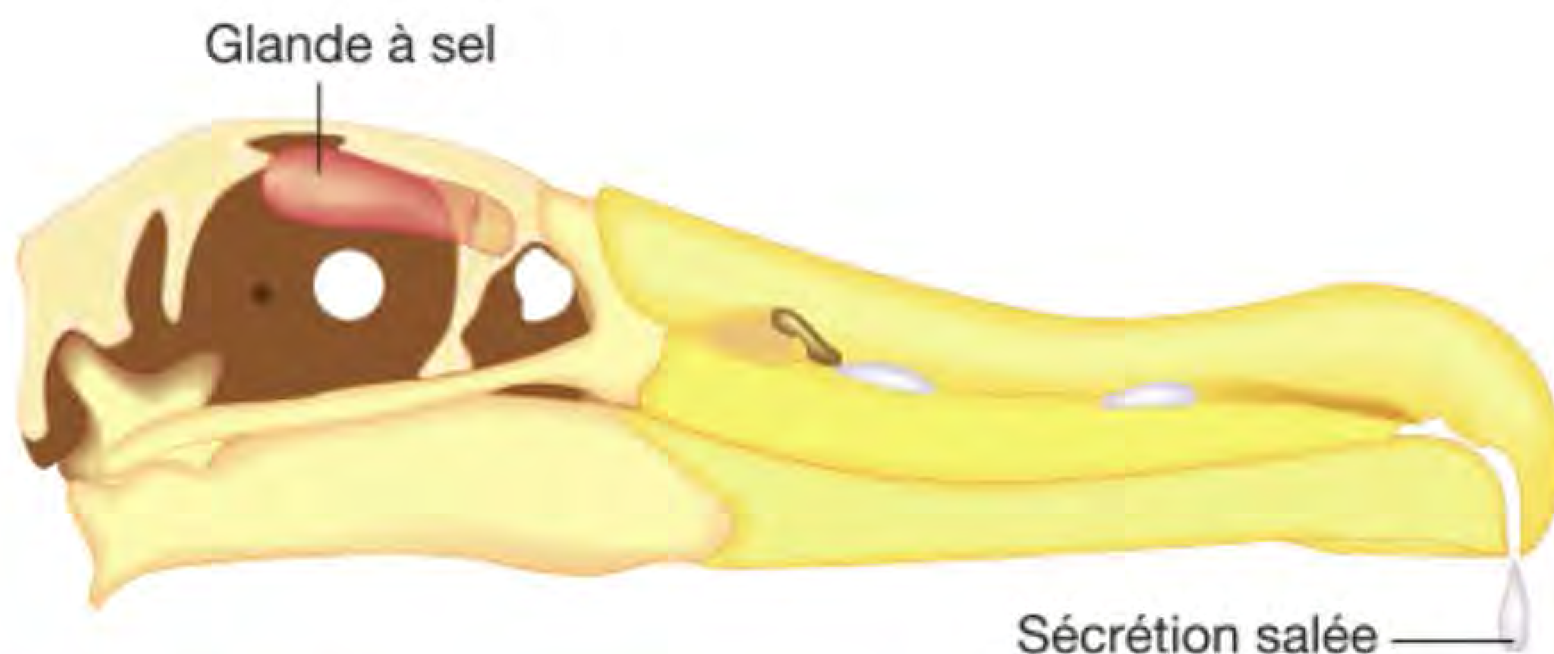
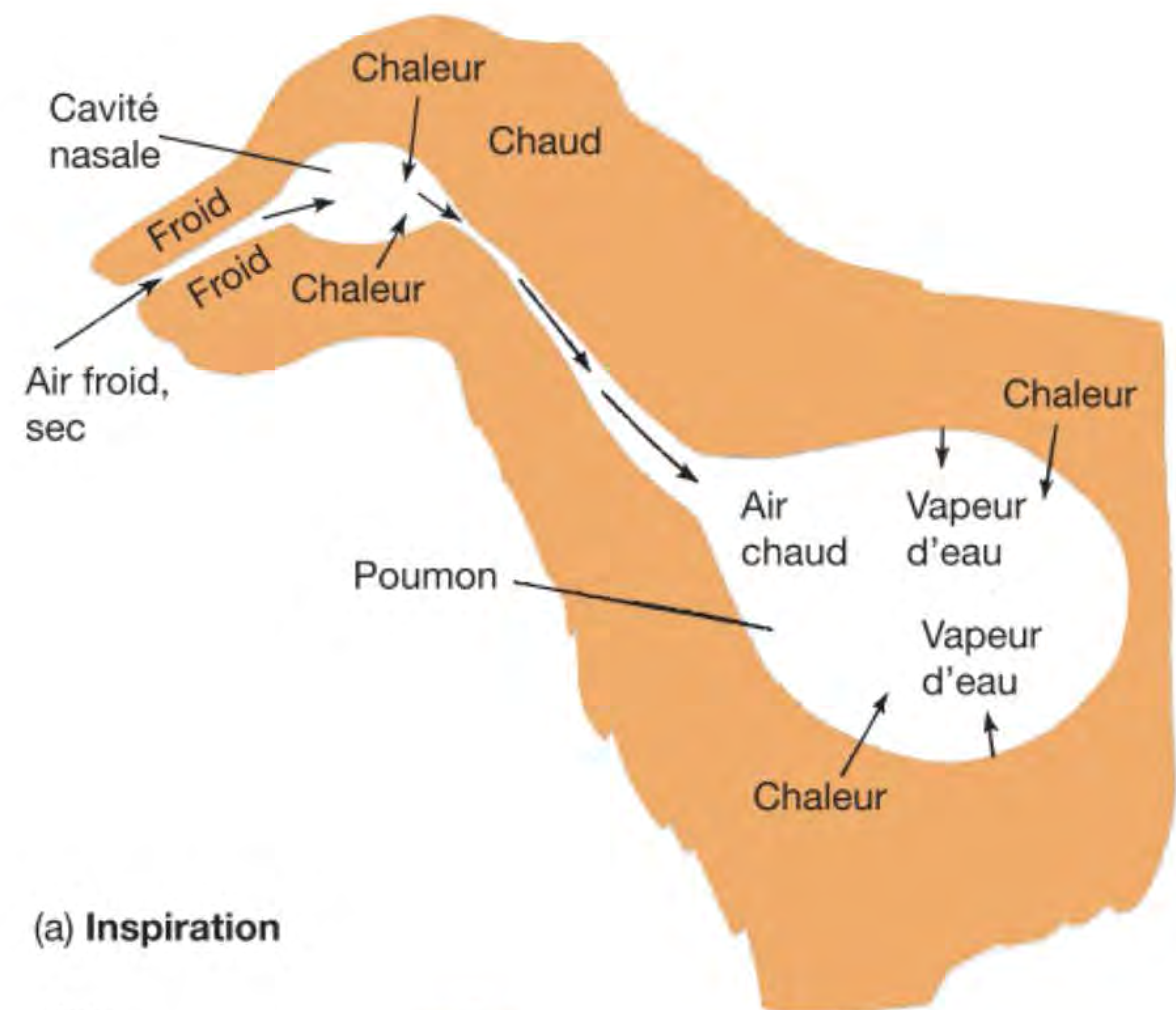



**FIGURE 28.18**

**Comment les oiseaux marins éliminent l'excès de sel de leurs régimes.** Les oiseaux marins, qui boivent de l'eau marine salée, excrètent l'excès de sel au niveau des glandes salées localisées près des yeux. Le fluide extrêmement salé produit par ces glandes tombe goutte à goutte du bec dans le milieu.



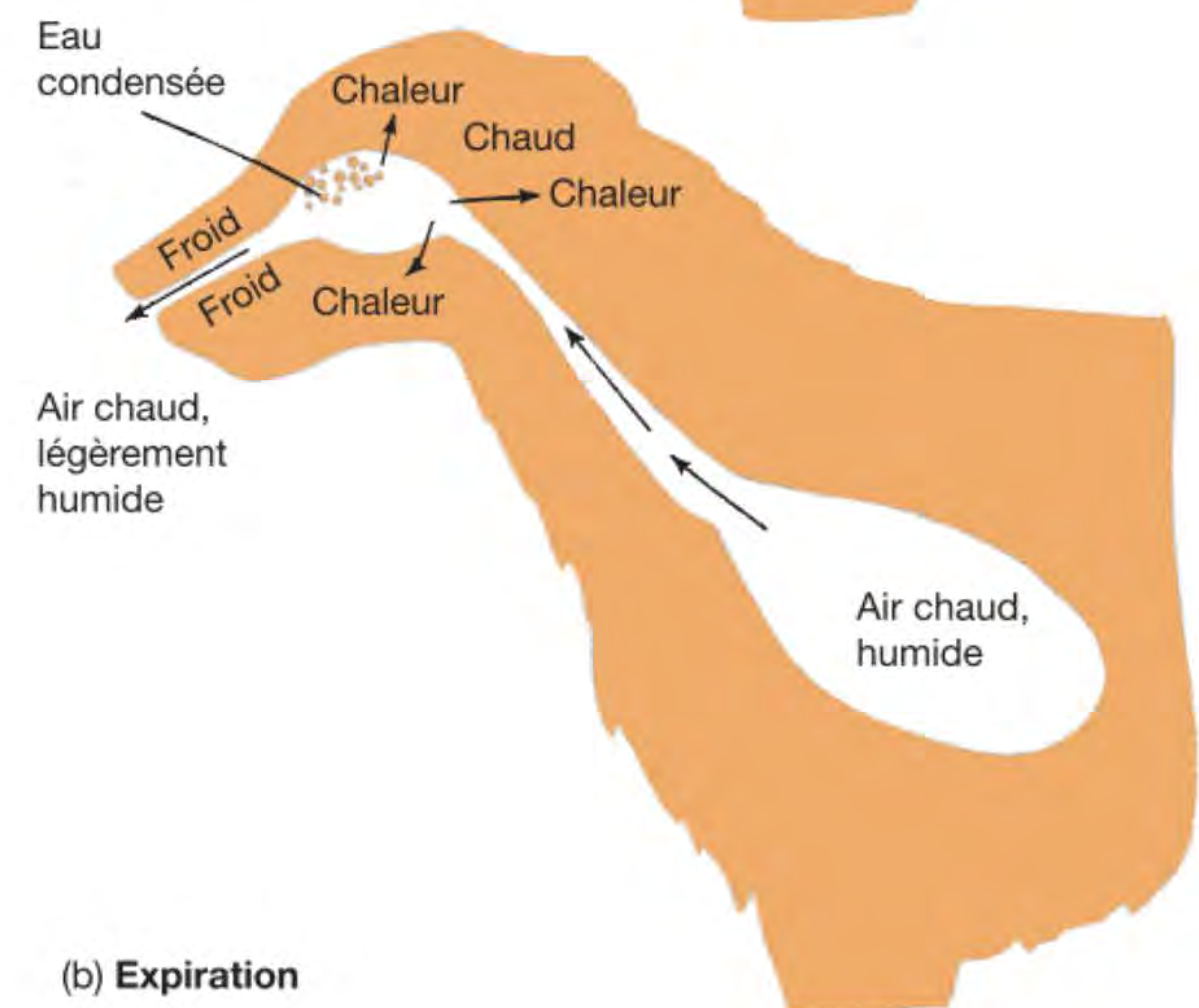




**FIGURE 28.19**

**Rétention d'eau par un système à contre-courant de réchauffement et refroidissement chez un mammifère.** (*a*) Quand cet animal inspire, l'air froid et sec qui passe par ses narines est réchauffé et humidifié. Dans le même temps, les tissus nasaux sont refroidis. (*b*) Au cours de la phase d'expiration, de la chaleur est fournie au tissu nasal initialement refroidi. L'air transporte moins de vapeur d'eau car il y a condensation. Les flèches noires indiquent la direction du mouvement de l'air.

cavité nasale. Le refroidissement consécutif de l'air entraîne une condensation d'eau sur les surfaces nasales, eau qui ne quitte pas le corps et qui est récupérée. Ce mécanisme explique pourquoi le nez d'un chien est habituellement froid et humide.

## Comment fonctionne le rein métanéphrique

Ce rein consiste en plus d'un million d'unités fonctionnelles assurant individuellement la filtration, la sécrétion et l'absorption appelées **néphrons** (Gr. *nephros*, rein + *on*, neutre) (Figure 28.20*a*) (le néphron est l'unité anatomo-fonctionnelle de tous les types de reins N. d. T.). Le néphron débute par l'appareil de filtration appelé capsule glomérulaire (initialement capsule de Bowman), qui peut être comparé à une balle de tennis qui a été enfoncée sur un côté (Figure 28.20*b*). Les capsules sont localisées dans la région corticale du rein. Dans chaque capsule, une artériole afférente (« allant vers ») entre et se ramifie en un fin réseau de capillaires correspondant au **glomérule**. La paroi des capillaires glomérulaires est fenêtrée par de petits pores appelés fentes de filtration, car ils agissent comme des filtres. La pression sanguine force le fluide à travers les filtres. Le liquide issu de la filtration est connu sous le nom de filtrat glomérulaire et contient de petites molécules, comme le glucose, des ions ($Ca^{2+}$, $PO_4^{3-}$) et les déchets azotés du métabolisme – urée et acide urique. En raison de la petite taille des fentes de filtration, les protéines de poids moléculaire élevé et les cellules du sang restent dans le sang et quittent le glomérule par l'artériole efférente (« sortante »). L'artériole efférente se divise et se ramifie en une série de capillaires ou capillaires péritubulaires qui s'enroulent autour des

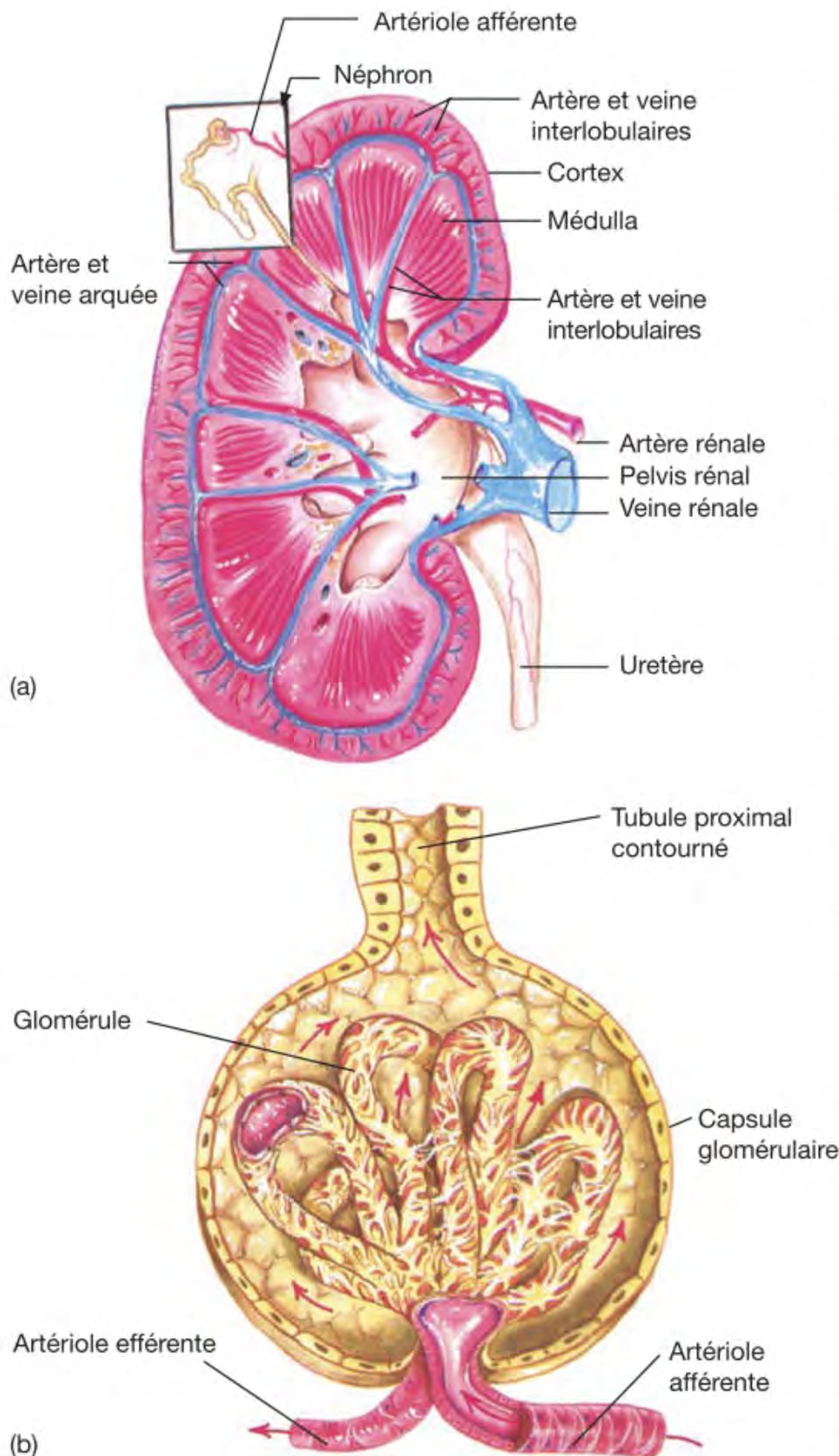



**FIGURE 28.20**

**Dispositif de filtration du rein métanéphrique.** (*a*) Vue interne du rein, montrant la position d'un néphron et la circulation sanguine entrante et sortante. (*b*) Capsule glomérulaire. Les flèches rouges montrent que la pression sanguine force l'eau et les ions au travers de petites perforations de la paroi des capillaires pour former le filtrat glomérulaire.

portions tubulaires du néphron (Figure 28.21). Ils fusionnent pour former des veines qui drainent le sang hors du rein.

Après la capsule glomérulaire les régions qui se succèdent sont le tubule contourné proximal, la boucle du néphron (connue sous le nom d'anse de Henlé) et le tubule contourné distal. Au cours de son déplacement dans ces régions successives le filtrat glomérulaire est modifié avec réabsorption sélective et retour au sang de certains ions ($Na^+$, $K^+$, $Cl^-$) (et du glucose N. d. T.). Le processus repose sur des transports actifs (requérant l'énergie de l'ATP) et passifs. Des composés potentiellement dangereux comme les ions hydrogène ($H^+$) et ammonium ($NH_4^+$), les drogues et d'autres matériaux étrangers sont sécrétés dans la lumière du néphron. Dans la dernière partie du néphron, le canal collecteur, une réabsorption finale d'eau a lieu de telle sorte que la concentration ionique de l'urine est supérieure à celle du sang. Par conséquent, les activités de filtration, de sécrétion et de réabsorption du néphron ne se limitent pas à l'élimination des déchets. Elles assurent également le maintien de l'équilibre hydrominéral et, en cela, souligne l'importance de la fonction homéostatique du rein.

Les reins de mammifères, et à une moins grande échelle, ceux des oiseaux et des reptiles, peuvent prélever beaucoup plus d'eau du filtrat glomérulaire que les reins d'amphibiens. Par exemple, l'urine humaine est 4 fois plus concentrée que le plasma sanguin, l'urine de chameau l'est 8 fois plus, celle d'une gerbille l'est 14 fois plus et celle de rats et souris vivant dans le désert est 20 fois plus concentrée que leur plasma. Cette possibilité de concentration leur permet donc de vivre dans des environnements secs et désertiques où l'eau à boire est peu disponible. La majeure partie de leur eau est une eau métabolique produite par l'oxydation des glucides, des lipides et des protéines contenus dans les graines qu'ils mangent (*Voir Tableau 28.1*). Les mammifères et, dans une moindre mesure les oiseaux, atteignent ce remarquable degré de conservation de l'eau grâce à une adaptation évolutive unique et cependant simple : la courbure du néphron tubulaire en une boucle. Par cette courbure (anse de Henlé), le néphron peut augmenter la concentration saline dans les tissus qui l'entourent et utiliser ce gradient pour extraire de grandes quantités d'eau du tube.


**Animation** Fonction du rein


**Video** Vue d'ensemble de la formation de l'urine

## *Échange à contre-courant*

La boucle du néphron augmente l'efficacité de la réabsorption par un flux à contre-courant similaire à celui que nous avons décrit dans les branchies de poissons ou dans les pattes des oiseaux, mais avec de l'eau et des ions réabsorbés à la place d'oxygène et de chaleur. D'une façon générale, plus longue est la boucle, plus d'eau et d'ions sont réabsorbés. Les rongeurs du désert (le rat kangourou par exemple) qui produisent une urine hautement concentrée ont des néphrons à très longues boucles (Figure 18.22). À l'opposé, les amphibiens, étroitement associés aux habitats aquatiques, ont des néphrons dépourvus de boucle.

La figure 28.23 montre le mécanisme du flux à contre-courant qui conduit à la concentration de l'urine. Le processus de réabsorption dans le tubule contourné proximal prélève du sel et de l'eau et réduit le volume du filtrat glomérulaire d'environ 25 %. Toutefois, les concentrations de sel et d'urée, sont encore isosmotiques avec le fluide extracellulaire.

Dans la branche descendante de la boucle, le filtrat se réduit encore en volume et se concentre. De l'eau quitte le tubule par osmose suite à la concentration saline élevée (le « urée-bain de saumure ») du fluide extracellulaire.

Noter, dans la Figure 28-23, que la concentration la plus élevée de « l'urée-bain de saumure » est autour de la partie inférieure de la boucle. Lorsque le filtrat passe dans la branche ascendante, les ions sodium ($Na^+$) sont activement transportés dans le fluide extracellulaire avec des ions chlore ($Cl^-$) qui suivent passivement. L'eau ne peut sortir, car les cellules de la branche ascendante sont imperméables. La concentration saline du fluide extracellulaire devient très élevée. Les ions sont transportés passivement dans la branche

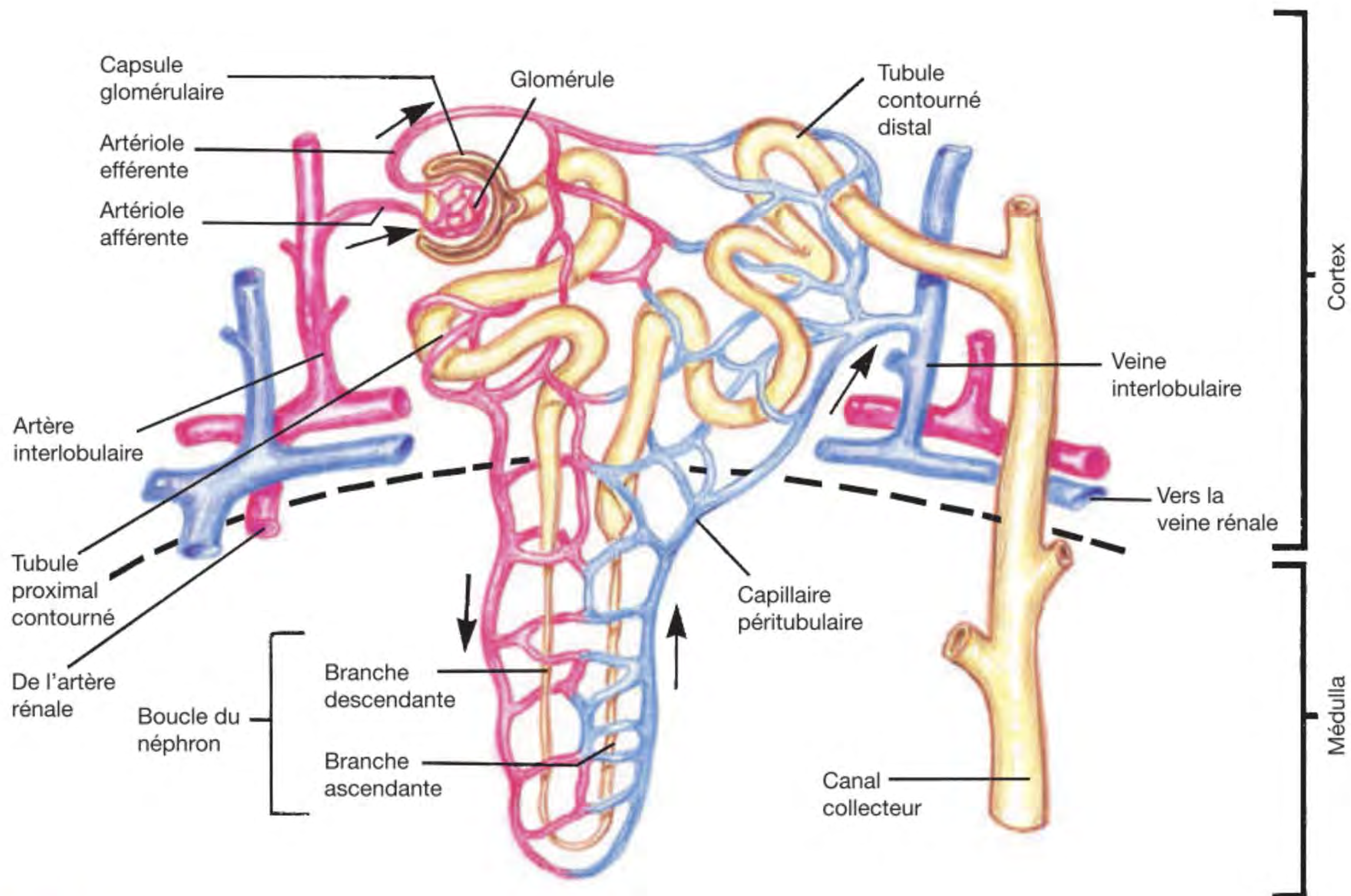



**FIGURE 28.21**

**Néphron métanéphrique.** Le tubule contourné proximal réabsorbe le glucose et certains ions. Le tubule contourné distal réabsorbe les autres ions et de l'eau. La réabsorption finale de l'eau s'effectue au niveau du canal collecteur. Les flèches noires indiquent le sens du mouvement dans le néphron.

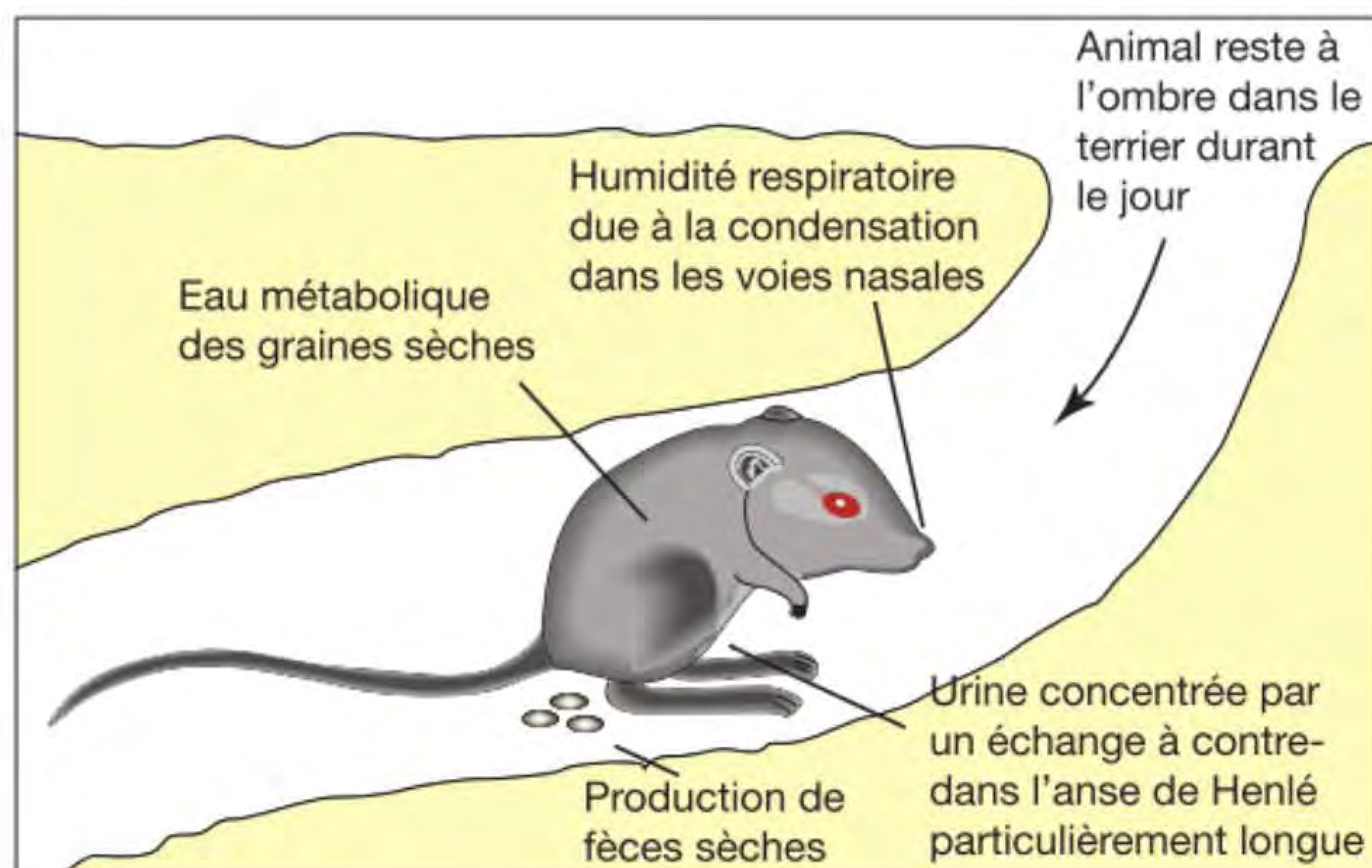



**FIGURE 28.22**

**Le rat kangourou (*Dipodomys ordii*), un maître dans la conservation de l'eau.** Ses reins très efficaces peuvent produire une concentration ionique de l'urine vingt fois supérieure à celle du plasma sanguin. Avec d'autres adaptations, ils empêchent les pertes inutiles d'eau vers l'environnement (*voir Tableau 28.1 et la photo d'introduction du chapitre page 526*).

descendante, uniquement pour ressortir au niveau de la branche ascendante, créant ainsi un recyclage de sel entre la boucle et le fluide extracellulaire. Les flux dans les deux branches étant en directions opposées, un gradient de sel à contre-courant est établi. La pression osmotique du « bain de saumure » extracellulaire est renforcée par la quantité abondante d'urée qui quitte les canaux collecteurs.

Finalement, le tube contourné distal se vide dans le canal collecteur, qui est perméable à l'urée, lequel, en raison de sa concentration, diffuse dans le fluide extracellulaire environnant. Comme nous l'avons précédemment indiqué, la forte concentration d'urée couplée à la forte concentration de sel forme le « bain de saumure » responsable de la sortie d'eau par osmose à partir du filtrat qui progresse dans la branche descendante. Les capillaires péritubulaires récupèrent l'eau et la restituent au système circulatoire. La concentration finale de l'urine (son osmolarité) est régulée par des changements de la perméabilité membranaire à l'eau du canal collecteur.

Le pelvis du rein de mammifère est en continuité avec l'**uretère** qui transporte l'urine vers la **vessie urinaire**, organe de stockage (Figure 28.24). La vessie est le point de convergence des deux uretères (un pour chaque rein). L'urine est évacuée par l'**urètre**, un tube simple qui s'ouvre à l'extrémité du pénis (chez les mâles) ou juste en avant de l'entrée du vagin (chez les femelles). Le remplissage de la vessie augmente la tension des muscles lisses de sa paroi. Cela est à l'origine d'une réponse réflexe qui induit le relâchement des muscles du sphincter localisé à l'entrée de l'urètre. Cette réponse est la miction (le fait d'uriner). Les deux reins, les uretères, la vessie et l'urètre constituent le système urinaire des mammifères.

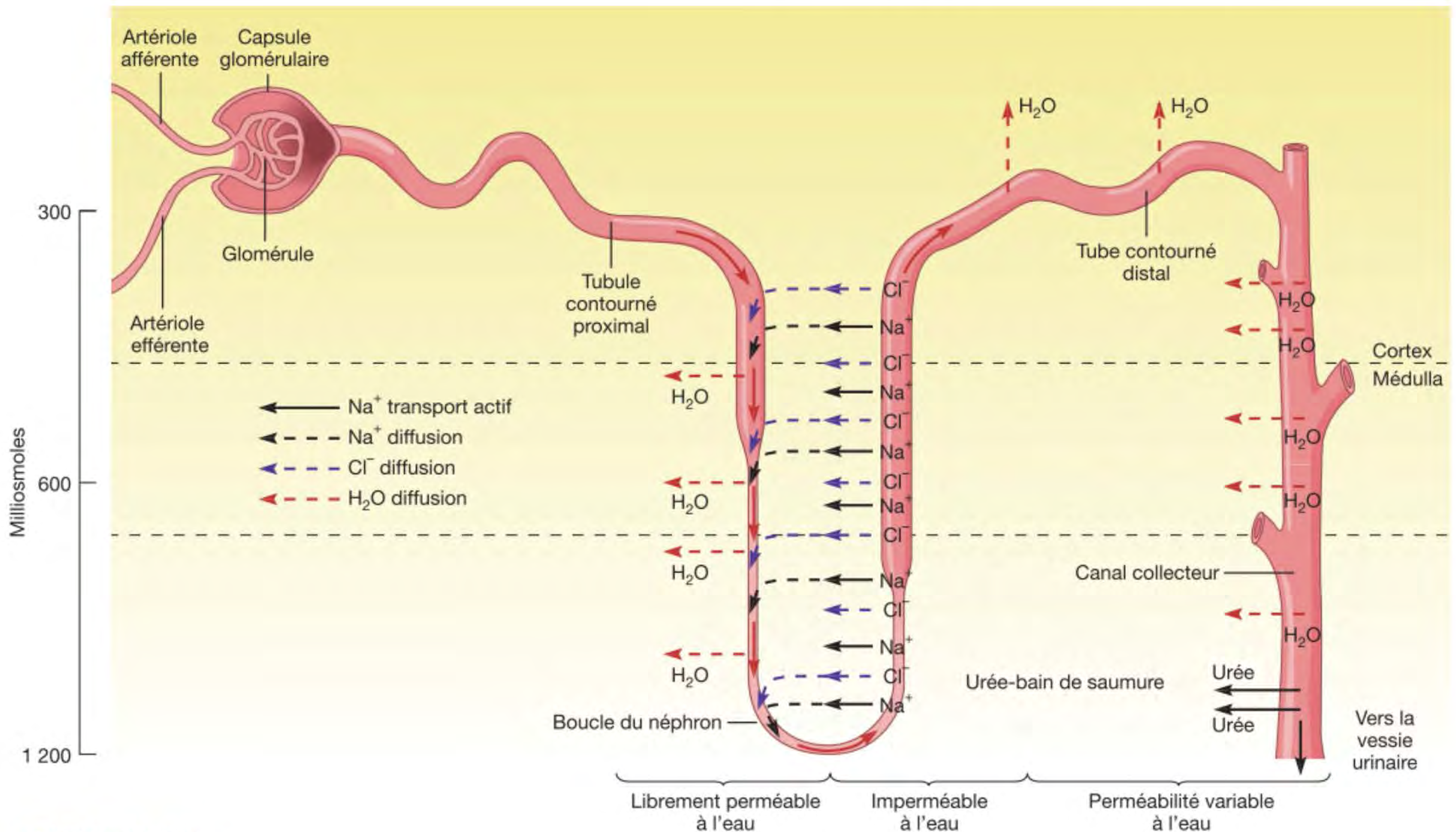



**FIGURE 28.23**

**L'échange à contre-courant.** Mouvement des substances dans le néphron et le canal collecteur. Les flèches pleines signalent les transports actifs ; les flèches en pointillés mentionnent les transports passifs. Les gradations de couleurs à intervalles le long des tubules illustrent la concentration relative du filtrat en milliosmoles.

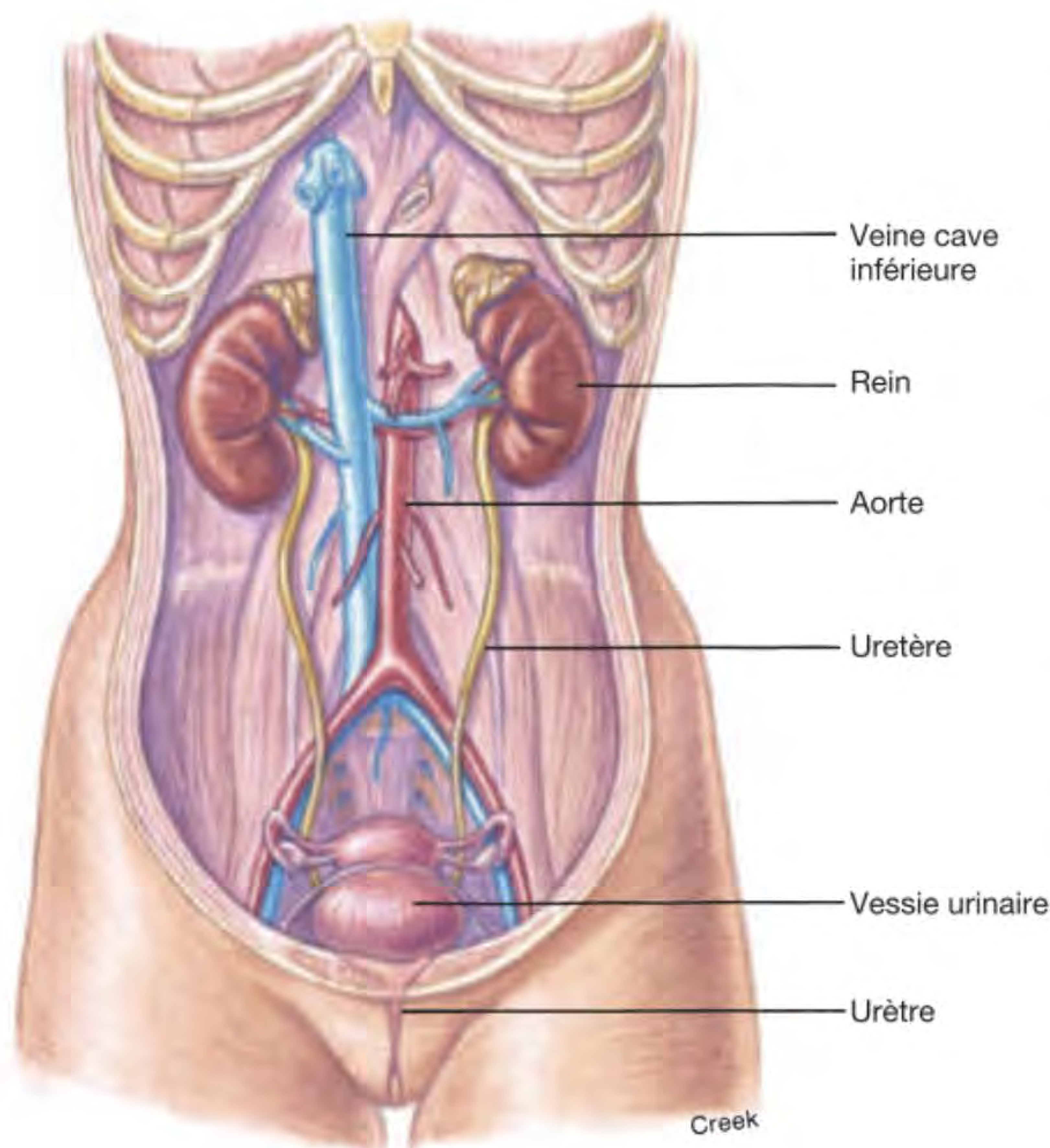



**FIGURE 28.24**

**Composants du système urinaire humain.** Les positions des reins, des uretères, de la vessie urinaire et de l'urètre.

## Synthèse de la section 28.4

Dans le rein des vertébrés, les trois processus physiologiques clefs mis en jeu dans l'osmorégulation et l'excrétion sont la filtration, la réabsorption et la sécrétion. Les poissons d'eau douce doivent rejeter l'eau et retenir les électrolytes. Les poissons marins doivent faire l'inverse, retenir l'eau et éliminer les électrolytes. L'eau et certains solutés quittent le sang et passent dans les systèmes tubulaires du rein par filtration (voie passive) et sécrétion (voie du transport). Les solutés importants, les ions et l'eau retournent au sang par réabsorption. Le rein mammalien est divisé en cortex et médulla. Chaque rein renferme environ un million de néphrons. Ce sont les unités fonctionnelles qui, d'une extrémité à l'autre, comprennent successivement le glomérule, la capsule glomérulaire, le tubule proximal, la boucle (anse de Henlé), le tubule distal qui débouche dans un canal collecteur.

***Les mammifères et les oiseaux ont des néphrons pourvus d'une boucle (anse de Henlé), mais pas les néphrons de reptiles. Comment expliqueriez-vous cela d'un point de vue évolutif ?***

# Résumé

**28.1 Homéostasie et régulation de la température**

La thermorégulation est un processus physiologique complexe et important dans le maintien d'une chaleur interne équilibrée en dépit des changements environnementaux.

Les ectothermes obtiennent leur chaleur de l'environnement alors que les endothermes la génèrent à partir de leurs réactions métaboliques. Les homéothermes ont une température centrale du corps relativement constante alors que chez les hétérothermes elle est variable.

La température élevée et constante du corps des oiseaux et des mammifères dépend aussi de l'isolation, de la sudation, de comportements spécifiques, de la vasoconstriction ou de la vasodilatation des vaisseaux périphériques et, chez certaines espèces, d'un système de rete mirabile.

La thermogenèse implique principalement le frissonnement, l'activité enzymatique, le tissu adipeux brun et un métabolisme cellulaire élevé.

L'hypothalamus est le centre régulateur de la température qui fonctionne comme un thermostat avec un point de référence fixé appelé point de consigne. Ce point peut s'élever ou chuter durant l'hibernation ou la torpeur.

**28.2 Contrôle de l'eau et des solutés (osmorégulation et excrétion)**

L'excrétion des déchets azotés est habituellement associée à la régulation de l'eau et des solutés (ions) dans le processus physiologique de l'osmorégulation.

Un animal qui ne régule pas l'osmolarité de ses fluides corporels quand celle de l'environnement change est un osmoconforme.

Un animal qui maintient son milieu intérieur à une concentration osmotique différente de celle du milieu environnant est un osmorégulateur.

**28.3 Systèmes excréteurs des invertébrés**

Ils sont variés et, selon les groupes, sont représentés par des vacuoles contractiles, des systèmes de cellules-flammes, des glandes antennaires (vertes), des glandes maxillaires, des glandes coxales, des néphridies ou des tubes de Malpighi.

**28.4 Systèmes excréteurs des vertébrés**

Le système osmorégulateur des vertébrés contrôle la quantité d'eau et la concentration des ions ; le système excréteur évacue hors du corps les déchets du métabolisme, l'eau et les ions.

Les animaux d'eau douce tendent à perdre des ions et gagner de l'eau. Pour éviter l'hydratation, les poissons d'eau douce boivent peu, ont des surfaces corporelles imperméables recouvertes de mucus, excrètent une urine diluée et récupèrent les ions au niveau de leurs branchies.

Les animaux marins tendent à prendre des ions à l'eau de mer et perdre de l'eau. Pour éviter la déshydratation, ils boivent fréquemment de l'eau, ont des surfaces corporelles relativement perméables, excrètent une urine de faible volume et concentrée, et sécrètent des ions au niveau de leurs branchies.

Les amphibiens peuvent absorber de l'eau à travers leur peau et la paroi de la vessie urinaire. Les reptiles et oiseaux des contrées désertiques et marins ont des glandes à sel pour extraire et sécréter l'excès de sel (NaCl).

Chez les reptiles, les oiseaux et les mammifères, les reins sont d'importants organes osmorégulateurs. L'unité fonctionnelle du rein est le néphron, composé d'une capsule glomérulaire, d'un tubule contourné proximal, d'une boucle ou anse, d'un tubule contourné distal débouchant dans un canal collecteur. La boucle et le canal collecteur sont dans la médulla du rein ; les autres parties du néphron, dans le cortex. L'urine passe du pelvis du rein à la vessie urinaire via les uretères.

Pour fabriquer l'urine, les reins produisent un filtrat du sang et réabsorbent de l'eau, le glucose et les ions indispensables tout en éliminant les déchets. Trois mécanismes sont impliqués : filtration du sang à travers le glomérule, réabsorption des substances utiles et sécrétion de substances toxiques. Chez les animaux dont les néphrons sont pourvus d'une boucle (anse), sel (NaCl) et urée sont concentrés dans le liquide extracellulaire autour de la boucle, entraînant une sortie d'eau du tubule, récupérée par les capillaires péritubulaires.

# Questions de révision sur les concepts

1. Laquelle, dans la liste suivante, représente une perte de chaleur due au mouvement de l'air sur le corps de l'animal ?
   a. Conduction
   b. Convection
   c. Evaporation
   d. Radiation
   e. Aucune des précédentes (a-d)
2. La plupart des oiseaux et des mammifères sont appelés
   a. ectothermes.
   b. endothermes.
   c. homéothermes.
   d. hétérothermes.
   e. b et c à la fois.
3. La plupart des amphibiens ont des difficultés pour contrôler la chaleur du corps parce qu'ils en produisent peu par le métabolisme et en perdent rapidement une grande partie au niveau de la surface corporelle.
   a. Vrai
   b. Faux
4. Le déclenchement hormonal de la production de chaleur est appelé
   a. thermogenèse de frisson.
   b. battement gulaire.

c. thermogenèse.
d. thermogenèse non frissonnante.
e. hibernation.

5. Des affirmations qui suivent, laquelle correspond à une fonction des reins ?
   a. Les reins enlèvent les substances dangereuses du corps.
   b. Les reins recapturent l'eau pour être utilisée dans le corps.
   c. Les reins régulent la concentration des ions dans le sang.
   d. Toutes (a-c) correspondent à des fonctions du rein.
6. Les humains excrètent l'excès de déchet azoté sous forme
   a. de cristaux d'acide urique.
   b. de molécules contenant des protéines.
   c. d'ammoniac.
   d. d'urée.
7. Un osmorégulateur maintient ses fluides internes à une concentration qui est ______________________ par rapport à son environnement.
   a. isosmotique
   b. hyperosmotique
   c. hypoosmotique
   d. les trois possibilités (a-c).

## Questions d'analyse et d'application

1. Les reptiles sont dits être des homéothermes comportementaux. Expliquez ce que cela signifie.
2. Pourquoi les oiseaux et les mammifères de très petite taille doivent-ils entrer en torpeur la nuit ?
3. Comment le mécanisme à contre-courant aide-t-il à réguler la perte de chaleur ?
4. Chez les endothermes, qu'est-ce qui contrôle l'équilibre entre la quantité de chaleur perdue et la quantité gagnée ?
5. Si vous êtes abandonné sur une île déserte, ne buvez pas d'eau de mer ; il vaut mieux être assoiffé. Pourquoi cela est-il exact ?

# 29

# Reproduction et développement



## Plan du chapitre



La reproduction est l'attribut de base de toutes les formes de vie. Le Chapitre 3 a présenté les caractères généraux du développement et les processus de contrôle qui permettent au génotype d'être traduit en phénotype. Bien que pour la zoologie moderne le développement soit « l'étape centrale » de la reproduction, le processus dans sa globalité inclut le comportement, l'anatomie et la physiologie des adultes – qu'ils soient protistes, invertébrés ou vertébrés. Ce chapitre débute avec une étude comparative des différentes stratégies de reproduction observées chez les protistes, les invertébrés et les cinq groupes principaux de vertébrés. Il conclut avec une discussion sur la reproduction humaine, non seulement en raison de l'intérêt de ce sujet pour tout un chacun, mais aussi parce que les scientifiques ont plus de connaissances sur la biochimie, les hormones, l'anatomie et la physiologie de la reproduction humaine que sur celle de n'importe quelle autre espèce.

## 29.1 Reproduction asexuée chez les invertébrés

### Compétences à acquérir

1. Faire une (ou des) hypothèse (s) sur le fait que les organismes qui se reproduisent selon le mode asexué évoluent très lentement.
2. Expliciter un avantage et un désavantage de la reproduction asexuée.

Dans son sens biologique, reproduction signifie produire des progénitures, copies exactes (ou non) des parents. La reproduction est une partie du cycle de vie, une séquence récurrente d'évènements dans laquelle les animaux grandissent, se développent et se reproduisent selon un programme d'instructions encodées dans l'ADN qu'ils ont hérité de leurs parents. Un des deux types principaux de reproduction dans le monde biologique est la reproduction asexuée.

Les premiers organismes se reproduisaient probablement en se pinçant en deux, un peu comme les organismes actuels les plus simples. C'est une forme de **reproduction asexuée**, qui ne repose pas sur la présence et l'union de gamètes ou cellules sexuelles (la reproduction asexuée est une reproduction agame N. d. T.). Pendant les deux premiers milliards ou plus d'évolution, les formes de reproduction asexuée furent probablement les seuls moyens à la disposition des organismes primitifs pour accroître numériquement leurs populations. Bien que la reproduction asexuée soit un moyen efficace pour augmenter les nombres, les espèces qui la pratiquent tendent à évoluer très lentement, car les individus ainsi produits sont identiques et n'offrent donc pas la diversité génétique indispensable pour que la sélection évolutive puisse s'exercer.

La reproduction asexuée est un mode de reproduction répandu chez les protozoaires et les invertébrés inférieurs comme les éponges, les méduses, les vers plats et beaucoup de vers segmentés. Il est rare chez les invertébrés appartenant à des groupes plus élevés. La capacité à se reproduire de façon asexuée est souvent corrélée à la faculté de régénération.

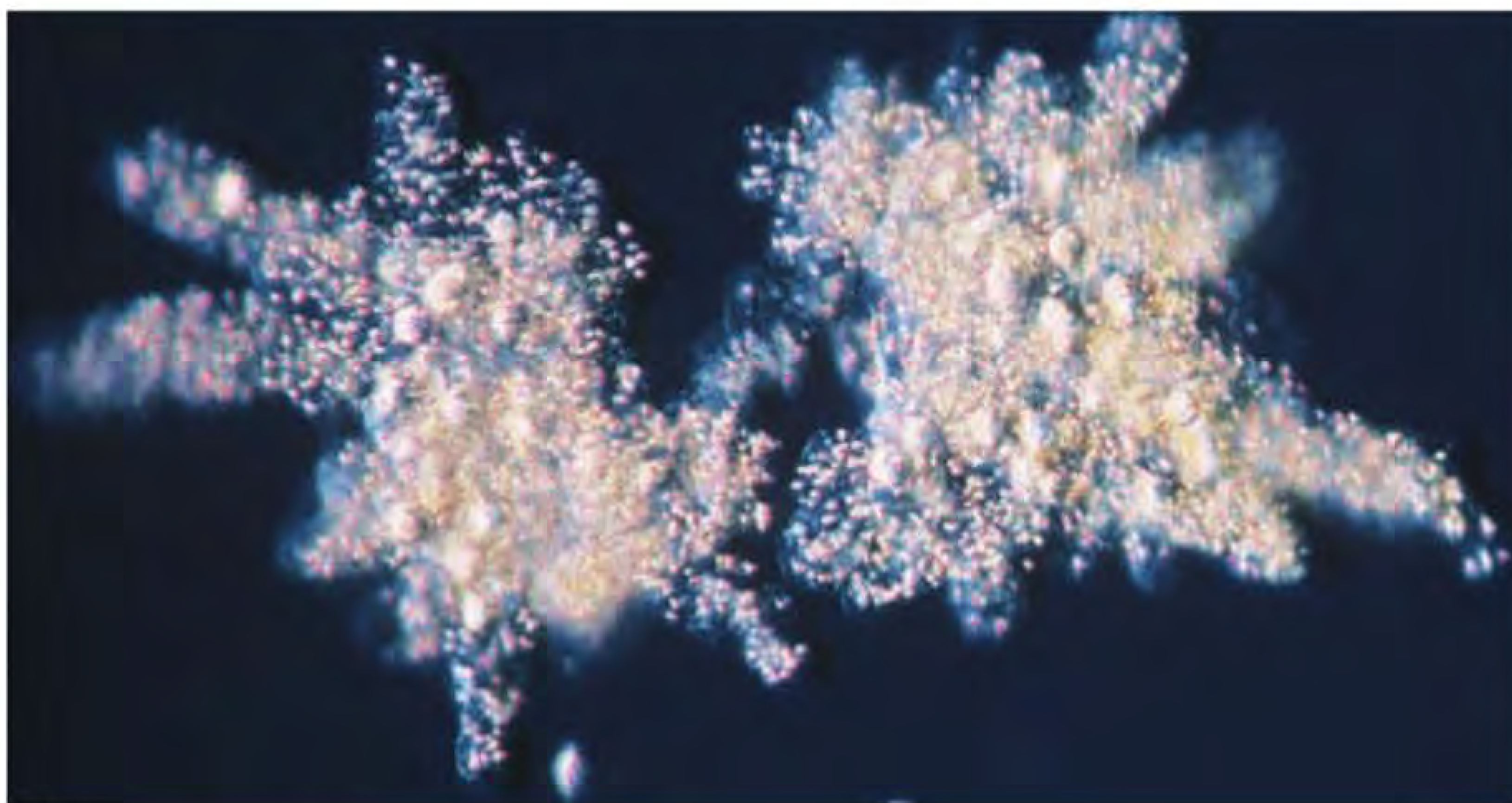
Chez les invertébrés appartenant à des taxa hiérarchiquement moins élevés, les formes de reproduction asexuée sont la fission, le bourgeonnement (interne ou externe) et la fragmentation. La parthénogenèse, qui est comparativement moins fréquente, est également observée chez quelques invertébrés. (N. d. T. Considérer la parthénogenèse comme un mode asexué de reproduction pose problème. La parthénogenèse est le développement de

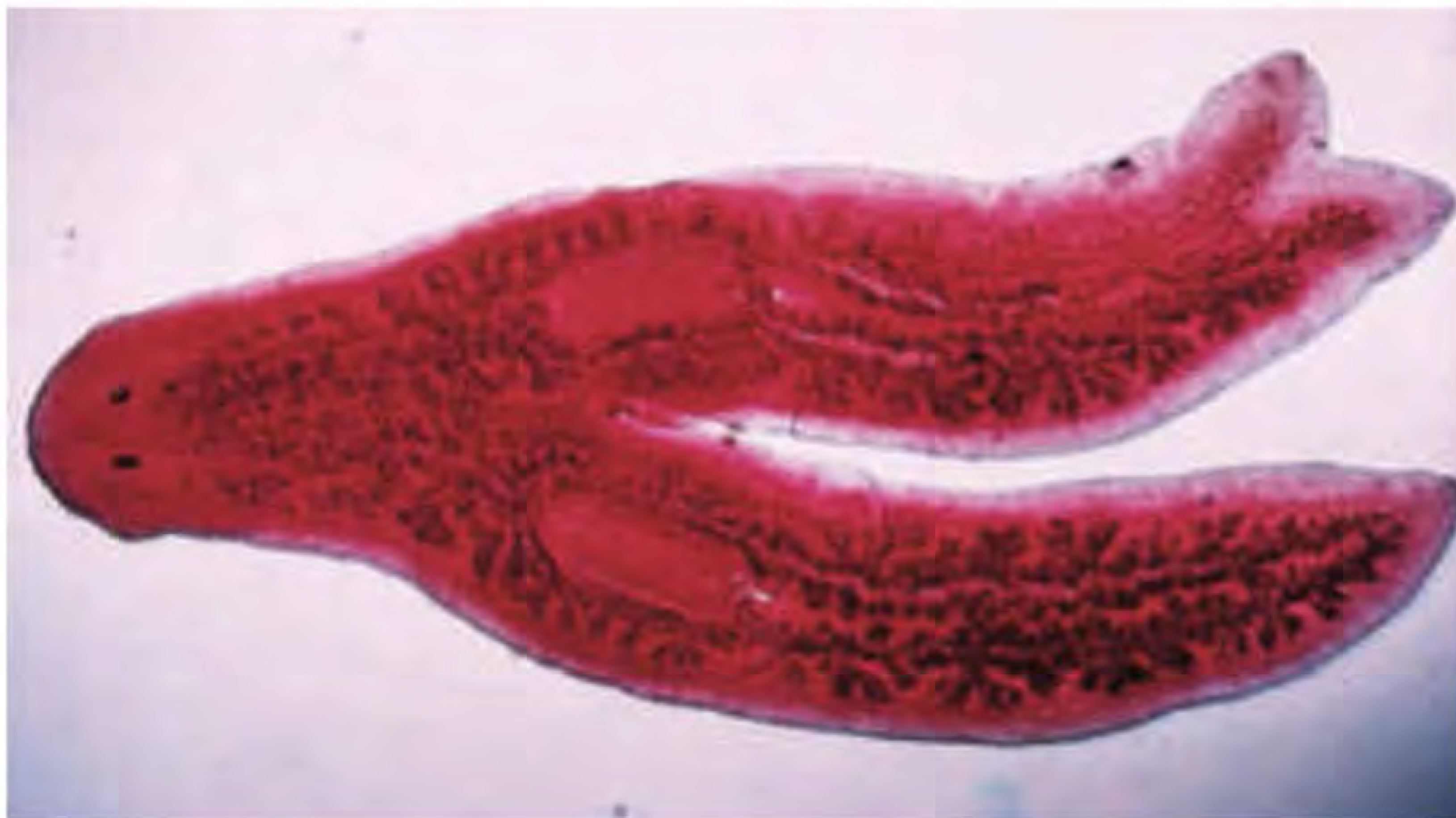
l'ovule en l'absence de spermatozoïde. Il n'y a pas d'union de gamètes, mais il y a production du gamète femelle. La parthénogenèse n'est donc pas une reproduction agame !).

## Fission

Les protistes et certains animaux (cnidaires, annélides) peuvent se reproduire par fission. La **fission** (L. *fissio*, acte de se fissurer) est la division d'une cellule, d'un corps ou d'une partie d'un corps en deux (Figure 29.1*a* ; *voir aussi Figures 8.3 et 8.4*). Dans ce processus la cellule se pince en deux par un sillon interne de la membrane plasmique. La fission binaire intervient quand la division est égale ; les cellules filles formées contiennent approximativement les mêmes quantités de protoplasme et de structures associées. La fission binaire est commune chez les protozoaires ; chez certains c'est même le seul moyen de reproduction.

Dans la fission, le plan de division peut être, selon les espèces, asymétrique, transversal ou longitudinal. Par exemple, les vers plats, multicellulaires, qui mènent une vie libre comme les planaires, se reproduisent par fission longitudinale (Figure 29.1*b* ; *voir aussi Figure 10.9*). Certains vers plats et les annélides se reproduisent en formant de nombreuses constrictions le long du corps qui isolent


(a)


(b)


(c)



(d)


(e)

**FIGURE 29.1**

**Reproduction asexuée.** (*a*) Une amibe (un protiste) entre en fission pour former deux organismes séparés. (*b*) Une planaire en cours de fission longitudinale. (*c*) L'annélide *Autolytis* présentant de nombreuses constrictions. (*d*) Une hydre (*hydra*) avec bourgeons en cours de croissance. (*e*) De petites anémones de mer produites par fragmentation.

autant d'individus fils initialement disposés en chaînes (Figure 29.1*c*). Ce type de reproduction asexuée porte le nom de fission multiple.

## Bourgeonnement

Une autre modalité de reproduction asexuée rencontrée chez les invertébrés inférieurs est le **bourgeonnement** (L. *bud*, petite protubérance). Chez le cnidaire *Hydra* et beaucoup d'espèces d'éponges, des cellules se divisent rapidement et forment à la surface du corps un bourgeon externe (Figure 29.1*d*, *voir également Figures 9.10 et 9.11*). Les cellules du bourgeon prolifèrent et forment une structure cylindrique qui différencie un nouvel animal se détachant généralement du parent. Si les bourgeons restent attachés au parent, ils forment une colonie. Une **colonie** est un groupe d'individus d'une espèce étroitement associés. Le bourgeonnement interne (comme chez les éponges d'eau douce) produit des gemmules (est appelé également **gemmulation**), collections de plusieurs cellules entourées d'une paroi. Quand le parent meurt et dégénère, chaque gemmule est à l'origine d'un nouvel individu.

## Fragmentation

La **fragmentation** est un type de reproduction asexuée dans lequel une partie du corps est perdue et régénère pour former un nouvel organisme. Il est rencontré chez certains cnidaires, plathelminthes, rhynchocoeles et échinodermes. Chez les anémones de mer, par exemple, de petits morceaux de corps peuvent se séparer au cours du déplacement de l'adulte et reconstituer de nouveaux individus (Figure 29.1*e*).

## Parthénogenèse

Certains vers plats, rotifères, vers ronds, insectes, crustacés et quelques lézards et poissons peuvent se reproduire en l'absence de spermatozoïde et de fécondation. Ces animaux sont engagés dans la parthénogenèse (Gr. *parthenos*, vierge + *genesis*, production). (Toutefois, la plupart des animaux parthénogénétiques peuvent aussi se reproduire sexuellement à un moment de leur cycle de vie). La parthénogenèse résulte de l'activation d'un œuf mature suivi de divisions de segmentation et d'un développement. (N. d. T. L'œuf mature est l'œuf vierge, c'est-à-dire le gamète femelle ou ovule. La parthénogenèse, de façon rigoureuse, est donc une reproduction sexuée monoparentale qui, dans le cycle de vie, peut alterner avec une reproduction sexuée biparentale). Les œufs matures de certaines espèces, qui ne se développent pas parthénogénétiquement, peuvent être artificiellement activés, par piqûre avec une aiguille ou exposition à de fortes concentrations de calcium ou à des changements de température et se développer alors sans fécondation préalable.

Les œufs parthénogénétiques ne reçoivent donc pas les chromosomes paternels. Les descendants formés ne devraient disposer que d'un jeu haploïde de chromosomes. Chez certains animaux, toutefois, la division méiotique est supprimée de telle sorte que le nombre diploïde est conservé. Chez d'autres animaux, la méiose se déroule normalement, mais une division mitotique inhabituelle chez l'embryon restaure rapidement l'état diploïde.

D'une façon générale, les animaux qui se reproduisent parthénogénétiquement ont une variabilité génétique moindre que ceux qui reçoivent les lots de chromosomes des deux parents. C'est une condition avantageuse pour les animaux bien adaptés à des environnements relativement stables. Toutefois, face à un environnement changeant ces animaux révèlent peu de flexibilité ce qui explique, sans doute, que ce type de reproduction soit assez peu commun.

La parthénogenèse joue un rôle important dans l'organisation sociale de certaines abeilles, guêpes et fournis. Chez ces insectes, beaucoup de mâles (les bourdons par exemple) sont issus d'une parthénogenèse, alors que les femelles stériles ouvrières et les femelles reproductrices (reines) résultent d'une reproduction sexuée biparentale.

Deux exemples de parthénogenèse parmi les vertébrés ont été récemment découverts, le dragon de Komodo (reptile) et une espèce de requin-marteau. Dans les deux cas, les gardiens de zoos furent surpris d'obtenir des descendants alors que les femelles étaient séparées des mâles.

## Avantages et désavantages de la reproduction asexuée

La prédominance de la reproduction asexuée chez les protistes et certains invertébrés peut s'expliquer en partie par l'environnement dans lequel ils vivent. L'environnement marin est habituellement très stable. Les environnements stables favorisent ce mode de reproduction, car une combinaison de gènes assortie, répondant à un tel milieu, est préférable à la présence de nombreuses combinaisons génétiques dont beaucoup ne seraient pas en harmonie avec lui. Dans les autres habitats, la reproduction asexuée est saisonnière. La saison durant laquelle elle est effective coïncide avec la période où l'environnement est hospitalier. Il est alors avantageux pour l'animal de produire rapidement un grand nombre de descendants exprimant les mêmes caractéristiques. Des animaux, bien adaptés à un environnement donné, peuvent être alors produits par un seul parent (N. d. T. parce que monoparentale la parthénogenèse a les avantages d'une reproduction asexuée c'est pourquoi, certains la considèrent comme un mode de reproduction asexuée alors que d'autres, non ! Que le lecteur soit conscient du problème, prudent et qu'il affûte ses arguments avant que de prendre parti).

Sans une variabilité génétique étendue, sous-tendue par les processus de méiose et de fécondation, une population d'animaux génétiquement identiques a de grandes chances d'être décimée par la moindre maladie ou altération de l'environnement, comme par exemple la sécheresse. La seule possibilité d'échapper à un changement des conditions environnementales réside dans l'apparition de mutations spontanées bénéfiques. Le phénomène de mutation est rare et la plupart sont délétères ou létales. Les allèles modifiés sont transmis avec les allèles non mutés dans les générations. L'animal qui se reproduit par voie asexuée n'a donc qu'une « bonne » copie d'un gène donné et la copie mutée qui peut être présente sur le chromosome homologue est non fonctionnelle ou potentiellement létale. Ce risque est certainement le plus grand désavantage de la reproduction asexuée.

### Synthèse de la section 29.1

Les espèces qui se reproduisent selon le mode asexué ont tendance à évoluer très lentement, parce que tous les descendants d'un individu donné sont identiques et n'offrent pas la diversité génétique requise pour la sélection évolutive. Un avantage de la reproduction asexuée tient à ce que la combinaison de gènes stabilisée est assortie à l'environnement non changeant dans lequel l'animal vit. Le désavantage est qu'en absence de diversité génétique un simple évènement causant un changement peut décimer l'espèce entière.

***La parthénogenèse intervient-elle chez les vertébrés ? Si oui, proposez un exemple.***

# 29.2 Reproduction sexuée chez les invertébrés

## Compétences à acquérir

1. Expliciter un avantage de la reproduction sexuée chez les invertébrés.
2. Décrire la stratégie de ponte diffusion ou émission diffusion des gamètes.

Dans la **reproduction sexuée** (L. *sexualis*, en relation avec le sexe), la descendance a des combinaisons de gènes uniques héritées des deux parents. Les descendants d'une union sexuelle sont quelque peu différents des parents et entre eux – ils sont divers phénotypiquement et génétiquement. Chaque nouvel individu représente une combinaison de caractères dérivés des parents, car la fécondation est l'union de deux gamètes, chacun d'eux produit par un parent.

Les stratégies et les structures impliquées dans la reproduction des invertébrés sont extrêmement diverses. Ce qui suit résume quelques principes de la fonction de reproduction et des structures associées. Les Chapitres 9 à 17 qui ont couvert chaque phylum d'invertébrés fournissent plus de détails spécifiques.

## Fécondation externe

Beaucoup d'invertébrés (les éponges et les coraux par exemple) libèrent simplement les gamètes dans l'eau où ils vivent (**ponte diffusion ou émission diffusion des gamètes**) et la fécondation est externe. Chez ces invertébrés, les gonades sont habituellement simples, souvent des structures transitoires qui produisent et évacuent les gamètes en utilisant divers conduits cœlomiques, les métanéphridies, des spermiductes ou des oviductes.



**Video**
**Reproduction de l'oursin de mer**

## Fécondation interne

D'autres invertébrés (des vers plats aux insectes) pratiquent la fécondation interne pour transférer le sperme du mâle à la femelle et ont des structures qui facilitent un tel transfert (Figure 29.2).

Chez le mâle, les spermatozoïdes sont produits dans les testicules et transportés par un spermiducte vers un organe de stockage ou vésicule séminale. Avant l'accouplement, certains invertébrés (comme les céphalopodes, les scorpions, les sangsues et quelques insectes), regroupent les spermatozoïdes dans des **spermatophores**. Les spermatophores forment une capsule protectrice qui facilite le transfert de très nombreux gamètes avec le minimum de perte. Certains spermatophores sont mobiles et jouent donc le rôle de transporteurs indépendants. Le sperme ou les spermatophores sont transférés par un canal éjaculateur vers un organe de copulation (pénis, cirre) pourvu d'un orifice ou gonopore. L'organe copulateur est utilisé comme structure intromittente du sperme dans l'appareil génital féminin. Des glandes accessoires variées (glandes séminales) peuvent être présentes chez les mâles et produisent le liquide séminal ou les spermatophores.

Chez la femelle, les ovules (œufs) sont produits dans les ovaires et progressent dans les oviductes. Les spermatozoïdes remontent les oviductes à la rencontre des ovules qu'ils fécondent. Des glandes accessoires (celles qui produisent les capsules ou coquilles) peuvent compléter l'appareil génital féminin.

Comme indiqué plus haut, les gamètes sont généralement produits par des parents de sexes différents (on parle de gonochorisme ; les espèces sont gonochoriques ou dioïques N. d. T.). Toutefois, certains animaux dérogent à ce principe et présentent des formes variantes de ce type de reproduction.

L'**hermaphrodisme** (Gr. *hermaphroditos*, un organisme avec les attributs des deux sexes) est la situation dans laquelle un animal a les deux systèmes reproducteurs, mâle et femelle, à la fois. Cette dualité sexuelle porte encore le nom de monoécie (Gr. *monos*, seul + *oikos*, maison) (l'animal est monoïque). Bien que quelques hermaphrodites s'autofécondent (autofécondation chez le ténia par exemple N. d. T.), la plupart s'accouplent avec un autre membre de la même espèce, il y a fécondation croisée (cas des vers de terre, des limaces de mer et des escargots). Chaque animal joue à la fois le rôle de mâle et de femelle – donnant et recevant le sperme (Figure 29.3). L'hermaphrodisme est particulièrement bénéfique aux animaux sessiles (fixés) (les balanes par exemple) qui ne peuvent qu'occasionnellement rencontrer le sexe opposé.

Une autre variation de l'hermaphrodisme – **hermaphrodisme séquentiel ou successif** – correspond à la situation dans laquelle un animal est d'un sexe durant une phase de son cycle de vie et de sexe

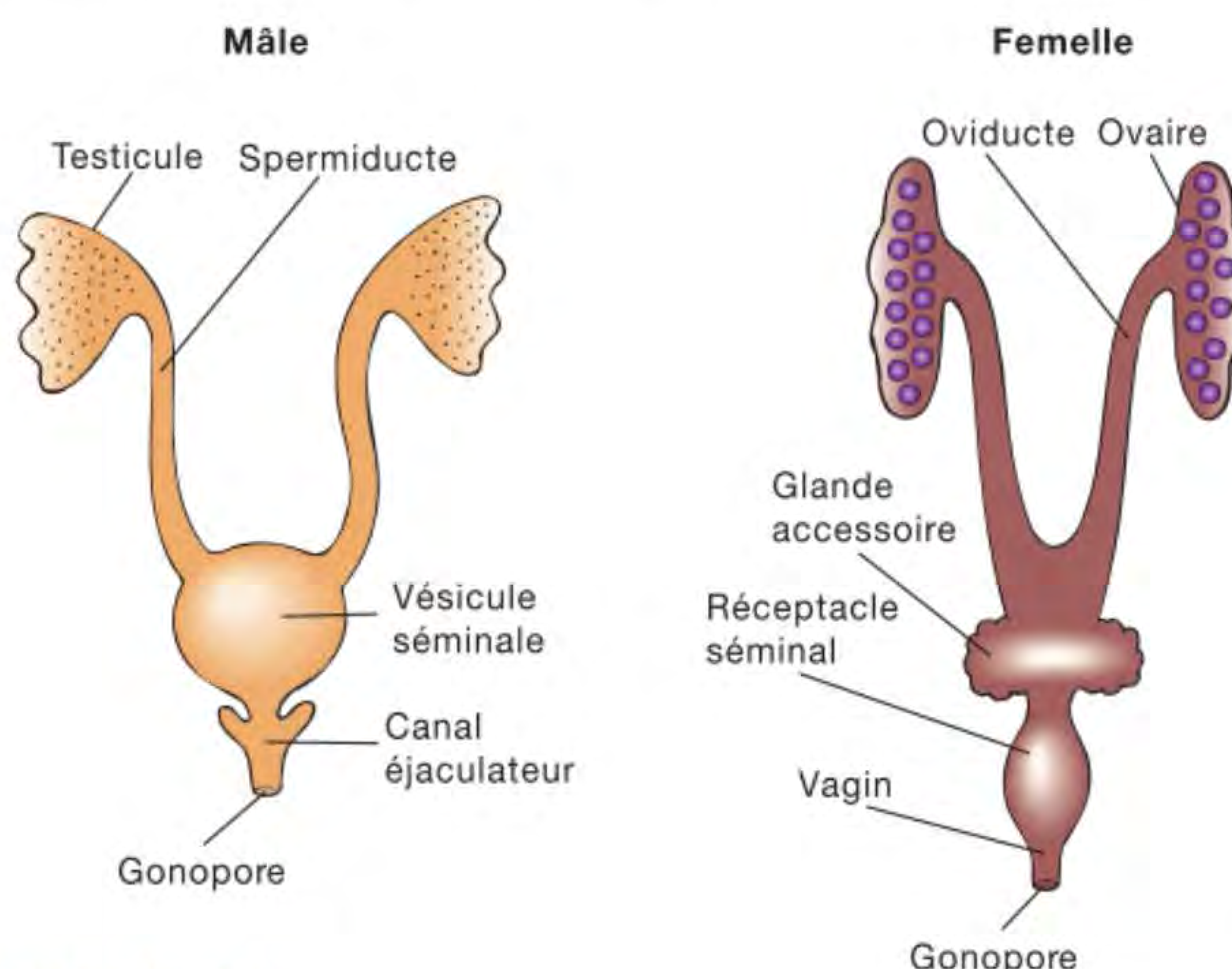



**FIGURE 29.2**

**Schématisation des systèmes reproducteurs mâle et femelle des invertébrés.** La reproduction sexuée est possible grâce à ces systèmes.



**FIGURE 29.3**

**Accouplement de vers de terre hermaphrodites (*Lumbricus terrestris*).** Durant l'accouplement, le sperme émis par les pores génitaux de chaque partenaire progresse dans les sillons des parois jusqu'aux réceptacles séminaux du conjoint (*voir aussi Figure 12.14*). Des sécrétions muqueuses maintiennent les deux partenaires durant le processus.

opposé pendant une autre. Les hermaphrodites sont soit **protogynes** (Gr. *protos*, premier + *gyne*, *femme*) soit **protandres** (Gr. *protos*, premier + *andros*, homme, **protandrie**). Dans le cas de la protandrie, l'animal est mâle en premier et femelle plus tard. C'est l'inverse pour les animaux protogynes. Un changement dans le sexe ratio d'une population est un facteur qui peut induire l'hermaphrodisme successif, qui est fréquent chez les huîtres. Un autre exemple est celui de beaucoup de poissons qui sont protogynes. Dans leur cas, le changement paraît être sous contrôle social. Ces poissons vivent en grands groupes dans lesquels le succès de la reproduction est généralement limité à un ou deux mâles de grande taille, dominants. Si ces mâles sont enlevés ou disparaissent par prédation, la plus grande femelle change rapidement de sexe et devient un mâle dominant.

## Avantages et désavantages de la reproduction sexuée

Des combinaisons nouvelles de caractères apparaissent plus rapidement chez les animaux à reproduction sexuée suite aux recombinaisons génétiques (*voir Figure 3.7*). La diversité génétique ou variabilité augmente les chances de survie face à des changements soudains de l'environnement. Qui plus est, la variation est le fondement de l'évolution. Contrairement aux populations qui se reproduisent par voie asexuée et qui retiennent les mutations, les populations qui se reproduisent de façon sexuée tendent à éliminer les mutations délétères et létales.

La reproduction sexuée a aussi quelques désavantages. Un animal par exemple, incapable de se reproduire asexuellement, ne peut jamais léguer à sa descendance le lot exact de son matériel génétique. La reproduction sexuée transmet à la descendance un réassortiment de chromosomes paternels et maternels. En conséquence, les mêmes processus de recombinaison qui ont créé les combinaisons de gènes adaptées chez les adultes sont partiellement démontés chez les descendants. Par ailleurs, beaucoup de gamètes libérés ne sont pas fécondés entraînant un gaspillage significatif de l'effort métabolique que leur production a nécessité.

### Synthèse de la section 29.2

Chez les invertébrés, la reproduction sexuée implique la fusion de gamètes produits par des individus différents de l'espèce. En conséquence, les descendants ont une combinaison unique de gènes hérités des deux parents. La ponte diffusion ou émission diffusion est la simple libération des gamètes dans l'eau où les invertébrés vivent (cas des éponges et des coraux).

***Quels sont les différents types d'hermaphrodisme ?***

# 29.3 Reproduction sexuée chez les vertébrés

### Compétences à acquérir

1. Expliquer pourquoi la plupart des femelles de mammifères ont un cycle oestrien.
2. Comparer les stratégies de reproduction des amphibiens à la stratégie de reproduction partagée par les reptiles, les oiseaux et les mammifères.

Depuis l'apparition des premiers animaux, le rôle fondamental des gamètes mâles et femelles a été préservé. L'évolution des vertébrés a toujours établi un lien étroit entre la biologie de la reproduction et le comportement sexuel. La force qui pousse à s'accoupler et à se reproduire domine la vie de beaucoup de vertébrés, comme l'illustre la course fatale vers les frayères pour les saumons ou le rut chez le cerf. Les femelles de la plupart des espèces mammaliennes entrent en chaleur ou **œstrus** (Gr. *oistros*, un grand désir ; la période de réceptivité sexuelle) au même moment, chaque année. Des facteurs génétiques, hormonaux et le système nerveux contrôlent la période de l'œstrus de manière à ce que les jeunes naissent au moment où les conditions environnementales sont favorables et les chances de survie maximales.

## Quelques stratégies reproductrices de base des vertébrés

Les poissons sont connus pour leur fécondité élevée matérialisée par les milliers ou millions d'œufs et de spermatozoïdes que la plupart des espèces libèrent annuellement (fécondation externe). Les espèces de poissons ont des méthodes de reproduction, des structures et une physiologie associée qui leur permettent de s'adapter à une grande variété de conditions du milieu aquatique.

Les stratégies de reproduction des amphibiens sont plus diversifiées que celles observées dans les autres groupes de vertébrés. Dans chacun des trois ordres actuels d'Amphibiens (caecilies, salamandres, anoures) les tendances vers la vie terrestre sont marquées. La diversité des adaptations est particulièrement étendue chez les anoures. Ces adaptations sont considérées comme des expériences évolutives pionnières dans la conquête du milieu terrestre par les vertébrés. Particulièrement remarquable est l'évolution vers le développement direct des œufs terrestres, l'ovoviviparité et la viviparité qui a été importante pour l'invasion couronnée de succès des environnements montagneux par les amphibiens.

Les adaptations de la reproduction des reptiles, des oiseaux et des premiers mammifères annoncent les changements dans les systèmes reproducteurs des mammifères plus tardifs, les humains inclus. Le système reptilien comprend les œufs devenus résistants à la dessiccation, car protégés par une coque ou une coquille. Les embryons sont aplatis, se développent et entreprennent leur gastrulation au-dessus d'une masse vitelline importante ; ils différencient également les trois annexes embryonnaires caractéristiques des embryons de mammifères. La gastrulation procède de la même façon chez les embryons de mammifères même si, chez eux, la masse vitelline a été perdue (sauf chez les mammifères monotrèmes N. d. T.).

Les mécanismes qui assurent le maintien de l'embryon en cours de développement, pendant de longues périodes au sein de la femelle, ont évolué avec les premiers mammifères. Durant la **gestation** (L *gestatio*, de + *gestare*, porter) l'embryon recevait nutriments et oxygène tout en étant protégé de l'attaque par le système immunitaire de la mère. Après la naissance, les premiers mammifères nourrissaient les jeunes avec du lait sécrété par des glandes mammaires comme le font les primates actuellement.

Les femelles d'apes et de singes sont des reproducteurs asynchrones. Accouplement et naissances prennent place à tout moment dans l'année. Les femelles ne s'accouplent qu'en période d'œstrus, augmentant la probabilité de fécondation. Les femelles de l'espèce humaine ont une phase d'œstrus moins marquée et peuvent se reproduire tout le long de l'année. Elles peuvent également avoir une activité sexuelle sans but reproducteur ; le comportement sexuel n'est plus lié à l'ovulation. L'origine de cette innovation dans la reproduction peut être physiologique ou le résultat d'une évolution parallèle du cerveau conduisant à un contrôle conscient des émotions et des comportements qui, chez les autres animaux, sont sous la dépendance des hormones, des instincts et de l'environnement. Cette séparation

du sexe de la fonction purement reproductrice a évolué avec les liens durables qui s'établissent entre hommes et femmes (à travers le mariage par exemple), puis le soutien apporté à leur progéniture. Ce type de comportement a aussi contribué à la transmission de la culture – clef de l'évolution et du succès de l'espèce humaine.

### Synthèse de la section 29.3

La plupart des femelles de mammifères ont un cycle oestrien. Dans un tel cycle, les hormones contrôlent la période de fertilité de telle sorte que le jeune naisse quand les conditions environnementales sont les plus favorables. Une stratégie de reproduction commune présente chez les reptiles, les oiseaux et certains mammifères est la confection d'œufs protégés de la dessiccation par une coquille.

***Pourquoi d'après vous les amphibiens et beaucoup de poissons ont-ils une fécondation externe alors que les lézards, les oiseaux et les mammifères pratiquent la fécondation interne ?***

## 29.4 Exemples de reproduction parmi les différentes classes de vertébrés

### Compétences à acquérir

1. Comparer et faire ressortir les différences des stratégies de reproduction des poissons et des amphibiens.
2. Expliquer les stratégies reproductives des reptiles non aviaires et des oiseaux.
3. Décrire les stratégies de reproduction de la plupart des mammifères.

Pratiquement tous les vertébrés se reproduisent sexuellement ; seuls quelques lézards et poissons se reproduisent normalement par parthénogenèse (voir plus haut N. d. T.). La reproduction sexuée a évolué avec les animaux aquatiques puis s'est répandue sur terre lorsque les animaux ont conquis ce milieu. La transition vers le milieu terrestre s'est accompagnée d'une fécondation interne et, de façon moins extensive, de la naissance de jeunes (Figure 29.4).

### Poissons

Tous les poissons se reproduisent en milieu aquatique. Chez les poissons osseux, la fécondation est généralement externe et les œufs contiennent suffisamment de vitellus pour subvenir au développement pendant un certain temps. Une fois, la réserve vitelline consommée, le poisson en cours de croissance doit chercher sa nourriture. Bien que plusieurs milliers d'œufs soient produits et fécondés, peu d'entre eux survivent et se développent normalement jusqu'à maturité. Certains succombent aux infections provoquées par des champignons et des bactéries, d'autres à l'envasement, d'autres encore à la prédation.

Pour que la reproduction soit un succès, les œufs fécondés doivent se développer rapidement et les jeunes doivent atteindre en peu de temps leur maturité. Chez les poissons cartilagineux, par contre, la fécondation est interne. Le mâle introduit le sperme dans la femelle par une nageoire pelvienne modifiée. L'embryon se développe dans la mère et obtient sa nourriture du sang maternel par un cordon ombilical plutôt qu'à partir du vitellus de l'œuf.

### Amphibiens

Avec l'invasion de la terre, les vertébrés ont dû faire face pour la première fois au danger de la sécheresse ou de la dessiccation ; les petits gamètes furent particulièrement vulnérables. Les gamètes ne

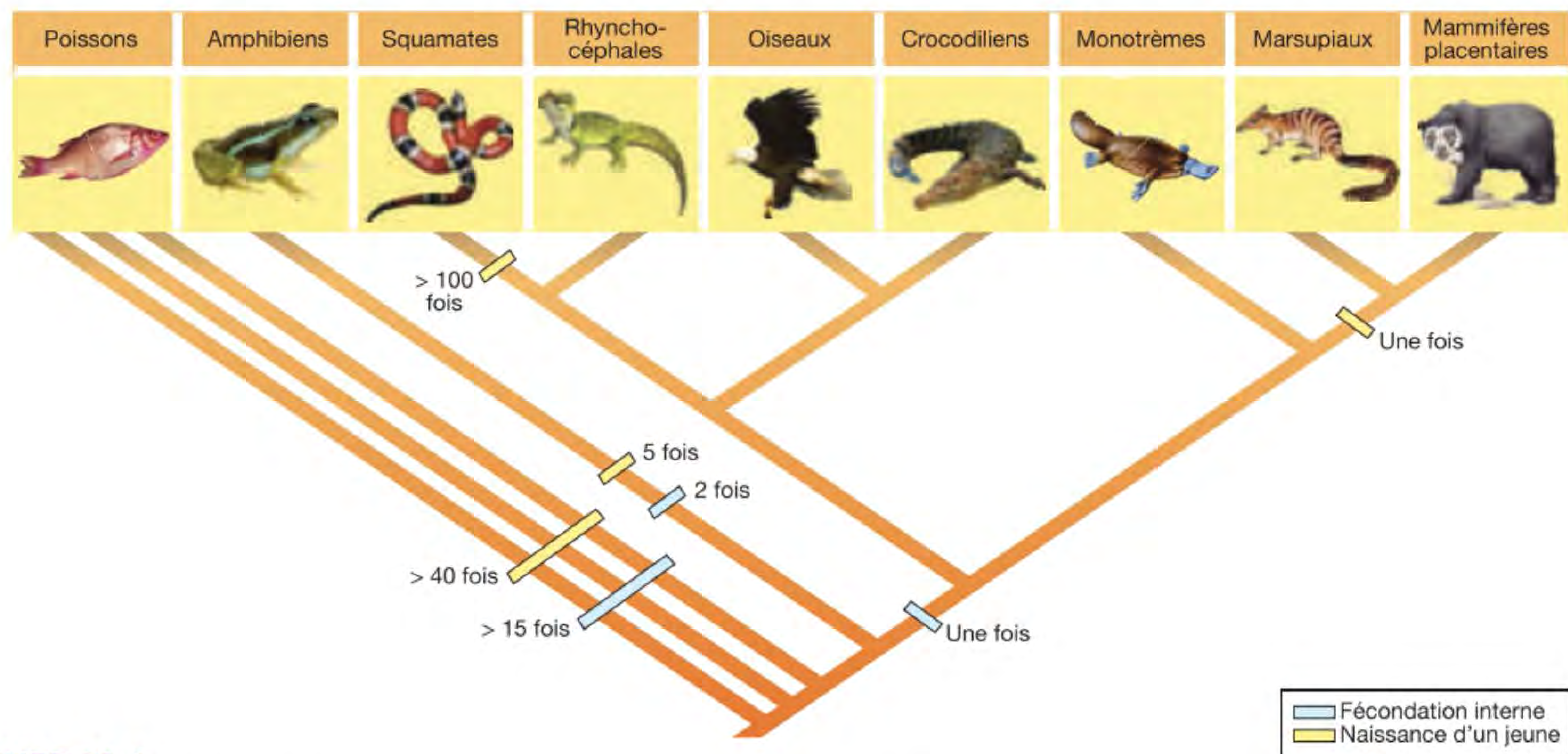



**FIGURE 29.4**

**Origine évolutive de la fécondation interne et de la naissance chez les vertébrés.** Bien que la fécondation interne et la naissance d'un jeune soient apparues plusieurs fois chez les poissons et les reptiles squamates, la plupart des espèces de ces deux groupes pondent des œufs. L'importance de la fécondation interne dans l'évolution vers le territorialisme est illustrée par son origine unique chez les reptiles, les oiseaux et les mammifères (amniotes). L'évolution inverse, c'est-à-dire la réversion de la naissance d'un jeune au dépôt d'un œuf est intervenue très rarement. L'estimation du nombre des origines (apparitions) chez les poissons et les squamates est basée sur les analyses phylogénétiques réalisées dans chaque groupe. Toutefois, les données sont encore incomplètes, en attente d'informations supplémentaires.

## APERÇUS ÉVOLUTIFS

### L'évolution des mécanismes de naissance différée

Pourquoi des mécanismes ont-ils évolué pour différer la naissance chez les animaux ? Comme cela a été indiqué tout au long de ce livre, les animaux, pour optimiser le succès de la reproduction, ont dû non seulement produire le plus de descendants possibles mais aussi les produire à un moment où leur chance de survivre et d'atteindre la maturité sexuelle est la plus grande. De nombreuses fois, ces objectifs sont entravés par des contraintes environnementales et développementales. Par exemple, les mammifères qui vivent dans les régions tropicales doivent fixer la naissance à un moment de l'année qui permettra aux jeunes de devenir autonomes durant la période rude de l'année et non pendant la saison des pluies. Les grands mammifères qui ont des gestations longues, comme les éléphants, doivent ralentir leur reproduction pour permettre le développement et la nutrition de leurs jeunes. Les éléphants qui ont une période de gestation de 22 mois et qui nourrissent leurs jeunes pendant trois ans, mettent bas toutes les quatre ou neuf années.

Chez certaines espèces de mammifères, la durée du développement embryonnaire est plus courte que l'intervalle qui sépare les meilleures périodes pour s'accoupler et mettre bas. Pour ces espèces trois mécanismes ont évolué pour différer la naissance : stockage du sperme ; décalage du développement embryonnaire, décalage de l'implantation.

Les femelles de plusieurs espèces de chauves-souris des zones nordiques, par exemple, stockent les spermatozoïdes ou ralentissent le développement des embryons. Elles peuvent stocker les spermatozoïdes dans leur utérus pendant plus de six mois. En augmentant le temps entre l'accouplement et la fécondation, elles décalent le moment de la naissance. Le ralentissement du développement embryonnaire diffère également le moment de la naissance. Cette solution semble être une réponse à de basses températures environnementales (inférieures à 30 °C).

Des mammifères comme les souris à pattes blanches, certains phoques et les wallabies diffèrent la naissance en décalant le moment de l'implantation du blastocyste. Les mammifères de grande taille et à longue durée de vie nourrissent leurs jeunes pendant de longues périodes. Ceci espace les naissances de plusieurs années. Durant la lactation, l'ovulation est inhibée en raison des taux élevés de prolactine (*voir Tableau 25.1 et Aperçus évolutifs, chapitre 25*).

L'interaction entre l'hérédité et la variation dans le processus de reproduction est la base de l'évolution organique. Si l'hérédité était parfaite, les animaux ne changeraient pas ; si la variation n'était pas contrôlée par l'hérédité, des animaux (comme les chauves-souris du nord, les souris à pattes blanches, certains phoques, les wallabies et les éléphants) n'auraient pas la stabilité qui leur permettrait de se maintenir durablement.

pouvaient plus être simplement libérés les uns près des autres, car ils se seraient immédiatement desséchés.

Les amphibiens furent les premiers vertébrés à envahir la terre. Ils ne sont toutefois pas adaptés à un environnement complètement terrestre, car leur cycle de vie est encore inextricablement lié à l'eau. Bien qu'une fécondation interne intervienne chez quelques-uns d'entre eux (*voir Figure 29.4*), elle demeure exceptionnelle – la fécondation est habituellement externe. Chez les grenouilles et les crapauds, le mâle s'agrippe à la femelle et décharge le sperme sur les œufs au moment où ils sont libérés dans l'eau (Figure 29.5*a*).

La période de développement est plus longue chez les amphibiens que chez les poissons, bien que les œufs ne contiennent pas une quantité de vitellus plus importante. Une adaptation évolutive des amphibiens est la présence de deux périodes de développement : stades larvaire et adulte. Le stade larvaire aquatique (têtard) se développe rapidement et l'animal passe son temps à manger pour croître. Lorsqu'il atteint une taille suffisante le têtard subit une métamorphose et se transforme en une forme juvénile, puis adulte (souvent terrestre) (*voir Figure 19.20*).



**Video**
Reproduction de la grenouille

## Reptiles non aviaires

Les reptiles furent le premier groupe d'amniotes à abandonner complètement le milieu aquatique en raison d'adaptations qui permettaient à la reproduction de se dérouler sur terre (Le lignage mammalien – les synapsides – est maintenant considéré comme le premier groupe d'amniotes à avoir divergé, et ce lignage n'est plus reptilien pour la plupart des taxonomistes). Une première adaptation est la fécondation interne (Figure 29.5*b voir Figure 29.4*). La fécondation interne protège les gamètes de la dessiccation et libère les animaux de l'obligation de retour à l'eau pour se reproduire.



(a)



(b)



(c)



(d)

**FIGURE 29.5**

**Stratégies de reproduction des vertébrés.** (*a*) Une grenouille des bois (*Rana sylvatica*) mâle s'agrippant à la femelle dans l'amplexus, une forme de fécondation externe. La femelle libère les œufs dans l'eau en même temps que le mâle les recouvre de sperme. (*b*) Les reptiles, comme ces tortues, furent les premiers vertébrés terrestres à pratiquer la fécondation interne. (*c*) Les oiseaux sont ovipares. Leurs œufs protégés par une coquille ont d'importantes réserves vitellines et l'embryon se développe et éclôt hors du corps de la mère. Les oiseaux ont un comportement avancé de soins parentaux aux jeunes. (*d*) Un mammifère placentaire. Cette chienne est en train d'allaiter ses chiots.



## Comment savons-nous que les spermatozoïdes peuvent servir de compétiteurs pour les spermatozoïdes d'autres mâles ?

Chez les femelles, comme celles de chimpanzés, qui copulent habituellement avec plusieurs mâles, les mâles sont engagés dans une compétition par spermatozoïdes interposés. Ces mâles ont des testicules plus gros que la moyenne de ceux des autres mammifères. Ils produisent des quantités élevées de spermatozoïdes pour évincer, probablement bloquer et tuer les spermatozoïdes rivaux dans le tractus reproducteur de la femelle.

Dans le passé, la compétition entre spermatozoïdes était considérée comme une simple question numérique. Le mâle qui dépose le plus de spermatozoïdes a plus de chances de féconder la femelle. Les scientifiques ont récemment émis l'hypothèse que tous les spermatozoïdes ne sont pas impliqués dans la fécondation. Leur rôle, au contraire, serait d'empêcher les spermatozoïdes fécondants des autres mâles d'atteindre l'ovule dans le tractus femelle. Des preuves controversées suggèrent l'existence de deux types de spermatozoïdes non fécondants : (1) Les spermatozoïdes bloquants à flagelles en crochet, qui s'accrochent les uns aux autres pour former des masses édifiant une barrière physique pour les spermatozoïdes fécondants. (2) Les spermatozoïdes tueurs qui sont très actifs et se lient aux spermatozoïdes fécondants et les tuent en utilisant les enzymes de leur acrosome. La réalité de ces deux types de spermatozoïdes ne fait pas l'unanimité et des recherches sont nécessaires pour apporter une solution définitive à ce problème.

Beaucoup de reptiles sont **ovipares** (L. *ovum*, œuf + *parere*, mettre au monde) et les œufs sont déposés hors du corps de la femelle. D'autres sont **ovovivipares** (L. *ovum*, œuf + *vivere*, vivre, + *parere*, mettre au monde). Ils forment des œufs qui éclosent dans le corps de la femelle et des jeunes sont mis au monde.

Les œufs à coquille et les annexes extra-embryonnaires, communs aux lignages mammalien et reptilien, sont deux autres adaptations évolutives importantes pour la vie sur terre. Elles permettent aux reptiles de déposer des œufs dans des endroits secs sans risque de déshydratation. L'embryon en cours de développement est protégé par le chorion et l'amnios extra-embryonnaires, l'amnios délimitant un sac rempli de liquide. L'allantoïde est une autre annexe qui assure les échanges gazeux et stocke les produits d'excrétion. Le développement complet se déroule à l'intérieur de la coquille. L'animal qui éclôt a atteint un développement tel qu'il peut survivre par ses propres moyens ou avec quelques soins parentaux (*voir Figures 20.15 et 20.16*).

### Oiseaux (reptiles aviaires)

Les oiseaux ont conservé les adaptations pour la vie sur terre apparues chez les premiers reptiles. À l'exception de la plupart des oiseaux aquatiques sauvages, les oiseaux n'ont pas de pénis. Les mâles déposent simplement leur semence contre le cloaque pour une fécondation interne. Les spermatozoïdes migrent et fécondent les œufs dans les régions supérieures du tractus génital avant que les coquilles ne se forment. Cette méthode d'accouplement est plus rapide que celle des reptiles. Tous les oiseaux sont ovipares et les coquilles sont plus épaisses que celles des reptiles non aviaires. L'épaisseur des coquilles permet aux oiseaux de s'installer dessus pour les chauffer. Cette couvaison ou incubation accélère le développement embryonnaire. Beaucoup de jeunes à l'éclosion sont capables de survivre par leurs propres moyens. Les soins et la nutrition des jeunes par les parents sont plus fréquents parmi les oiseaux que parmi les poissons, les amphibiens et les reptiles non aviaires (Figure 29.5*c*).

### Mammifères

Les mammifères les plus primitifs, les monotrèmes (ornithorhynque et échidné), déposent les œufs (ovipares) comme le faisaient les reptiles desquels ils ont dérivé. Tous les autres mammifères sont vivipares.

La **viviparité** mammalienne est une autre adaptation évolutive majeure qui se présente sous deux formes. Les marsupiaux (opossums, kangourous) ont la capacité de nourrir les jeunes dans une poche après une courte gestation dans la mère. Dans l'autre forme, qui caractérise les mammifères dits placentaires, les plus nombreux, le développement se déroule en totalité à l'intérieur de la mère qui alimente l'embryon puis le fœtus à travers un placenta bien différencié. Même après la naissance les mammifères continuent à nourrir les jeunes. Les glandes mammaires sont une autre adaptation propre aux mammifères par laquelle la mère nourrit son enfant avec le lait qu'elle produit (Figure 29.5*d*). Certains mammifères prennent soin de leurs jeunes jusqu'à ce qu'ils atteignent l'âge adulte et deviennent capables de s'accoupler et de se « débrouiller ». Comme cela a été indiqué au début de la section, le comportement reproducteur des mammifères a contribué aussi à la transmission et la progression de la culture, élément clé de l'évolution de l'espèce humaine.

### Synthèse de la section 29.4

La plupart des poissons et des amphibiens libèrent les gamètes dans l'eau, où la fécondation se réalise au hasard et par chance. Peu d'œufs fécondés se développent et forment des organismes viables. Les reptiles non aviaires et les oiseaux pratiquent la fécondation interne et leurs embryons se développent entourés d'une cavité remplie de liquide et protégés par des membranes (annexes extra-embryonnaires) et une coquille qui évitent la dessiccation. Les mammifères généralement ne pondent pas les œufs, mais mettent des jeunes au monde. Ils sont aussi amniotiques et vivipares pour la majorité d'entre eux. La plupart des mammifères ont un cycle oestrien, mais les primates ont un cycle menstruel.

***Y a-t-il un avantage à la fécondation interne ? Si oui, explicitez-le.***

## 29.5 Le système reproducteur humain mâle est typique des mammifères mâles

### Compétences à acquérir

1. Décrire la semence et la façon dont elle est libérée lors de l'accouplement.
2. Expliquer comment les hormones régulent la fonction reproductrice de l'homme.

Le rôle reproducteur de l'être humain de sexe mâle est de produire des spermatozoïdes et de les introduire dans le vagin de la femme. Cette fonction requiert les structures suivantes :

1. Deux testicules qui produisent les spermatozoïdes et la testostérone, l'hormone sexuelle mâle.
2. Des glandes accessoires et des conduits qui fournissent un fluide pour transporter les spermatozoïdes vers le pénis. Ce fluide et les spermatozoïdes constituent le sperme ou semence.
3. Des conduits accessoires qui stockent et transportent les sécrétions des testicules et des glandes accessoires au pénis.
4. Un pénis qui dépose la semence dans le vagin durant le rapport sexuel.


**Animation**
Anatomie et physiologie reproductrices mâles

### Production et transport des spermatozoïdes

Les **testicules** pairs (L. *testis*, témoignage ; les deux testicules témoignaient, croyait-on, de la virilité de l'homme) sont les organes reproducteurs mâles (gonades) qui produisent les spermatozoïdes (Figure 29.6). Peu après la naissance, les testicules descendent de la cavité abdominale dans le **scrotum** (L. *scrautum*, une poche en cuir pour les flèches), qui pend entre les cuisses. La température à l'intérieur du scrotum est environ de 34 °C alors que la température centrale (du noyau) du corps est autour de 38 °C. La température plus basse est indispensable pour la production active des spermatozoïdes et leur survie. Des muscles élèvent ou baissent les testicules (les rapprochent ou les éloignent de l'environnement abdominal plus chaud) en fonction de la température ambiante. (Les muscles agissent sur le scrotum et portent le nom de muscles crémasters ; leur contraction est réflexe N. D. T.).

Chaque testicule contient environ 800 **tubules (ou tubes) séminifères** très enroulés (Figure 29.7*a*, *b*) qui produisent des milliers de spermatozoïdes par seconde chez les jeunes hommes en bonne santé. La paroi des tubules séminifères (épithélium séminifère) est constituée de deux types de cellules : cellules spermatogéniques (spermatgonies) qui sont à l'origine des spermatozoïdes et cellules sustentaculaires (cellules de soutien ou cellules de Sertoli N. d. T.) qui nourrissent les spermatozoïdes en même temps qu'ils se forment et qui sécrètent un fluide (ainsi que l'hormone inhibine) qui constitue un milieu liquide pour les spermatozoïdes. Entre les tubes

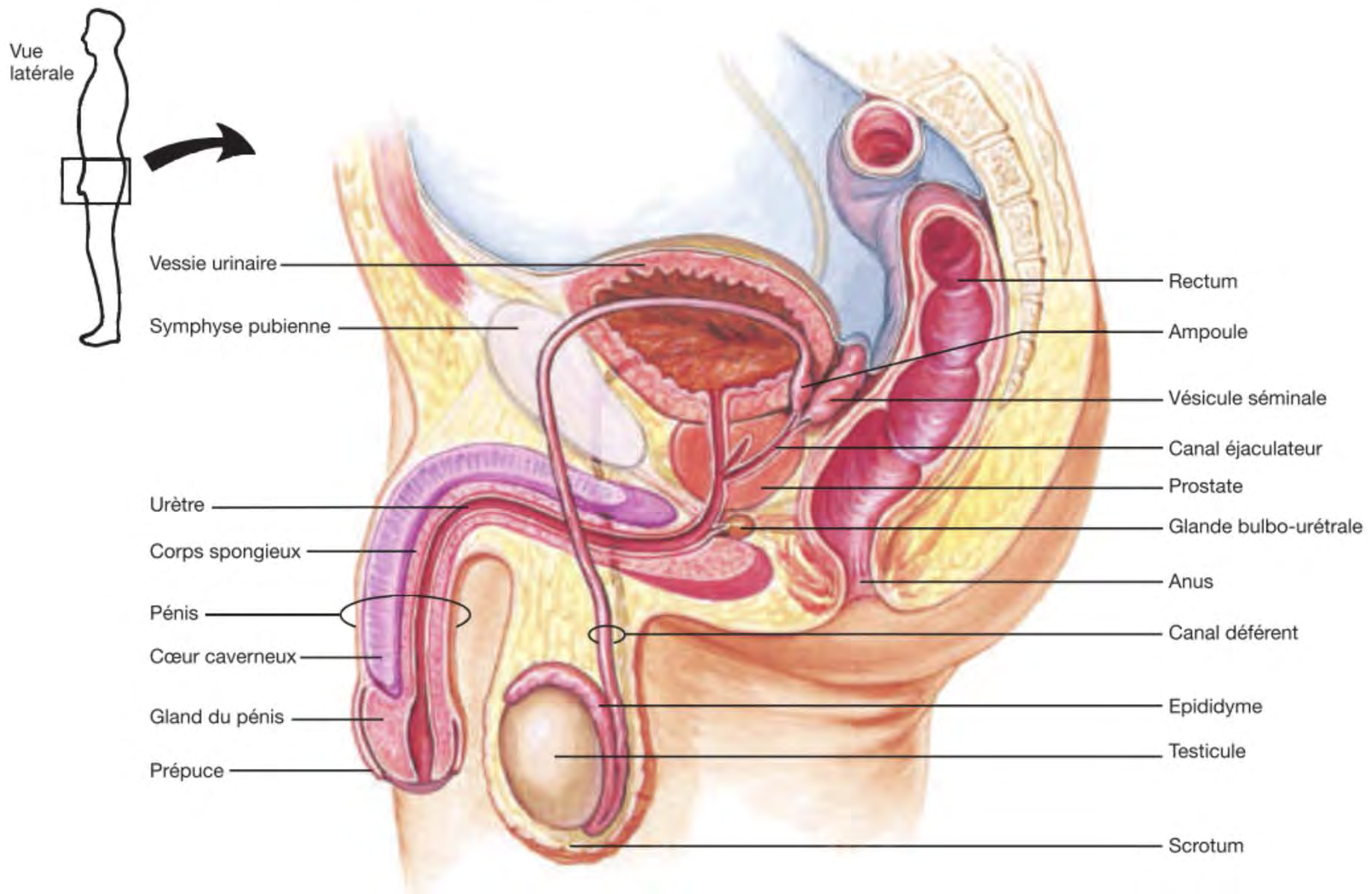



**FIGURE 29.6**

**Vue latérale du système reproducteur humain mâle.** Chacune des structures suivantes est paire : testicule, épididyme, canal déférent, vésicule séminale, canal éjaculateur et glande bulbo-urétrale. Le pénis et le scrotum sont les organes génitaux externes (génitalia).

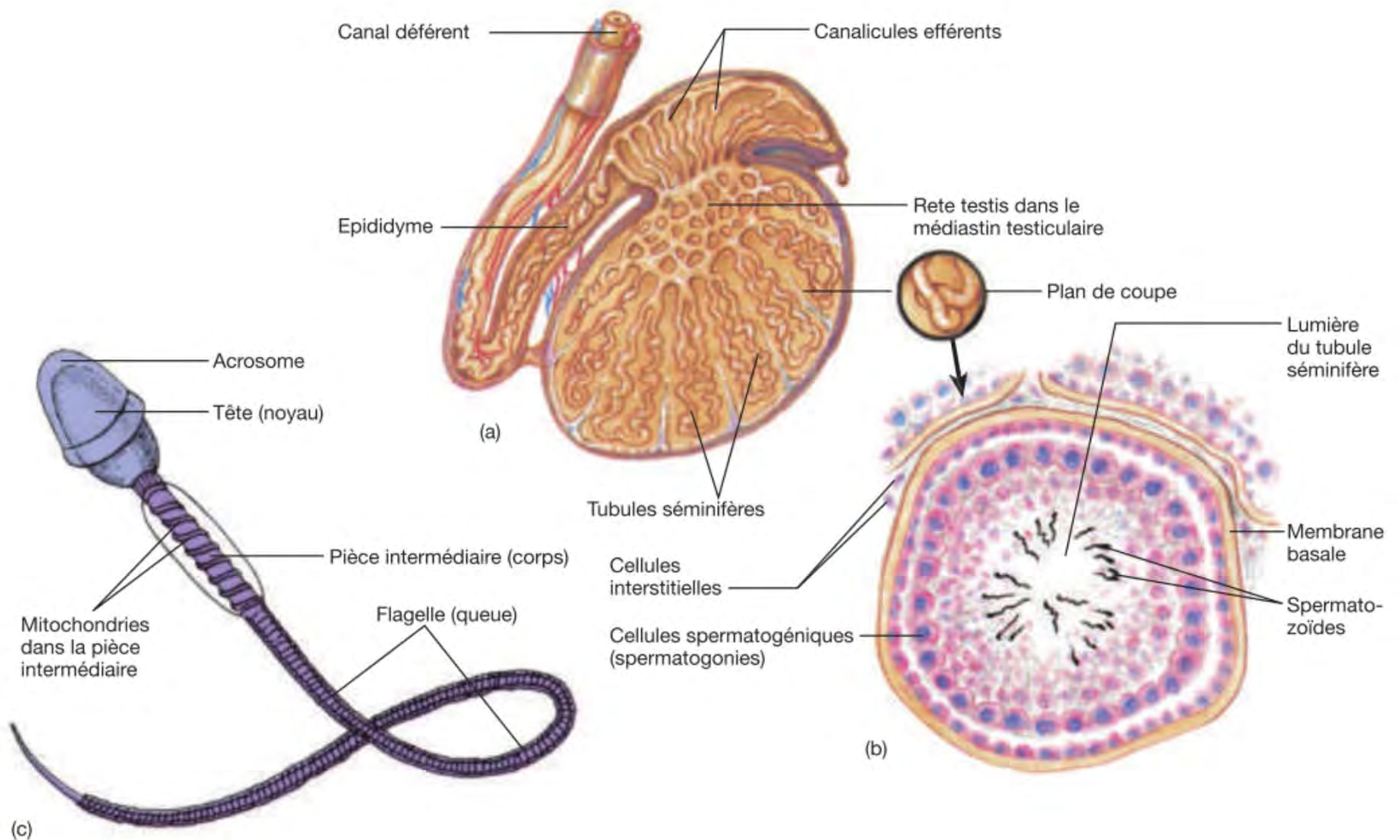



**FIGURE 29.7**

**Testicule humain.** (*a*) Coupe sagittale d'un testicule. (*b*) Coupe transversale d'un tubule séminifère montrant la localisation de la spermatogenèse. (*c*) Un spermatozoïde mature.

séminifères se trouvent des groupes de cellules endocrines ou cellules interstitielles (cellules de Leydig) qui élaborent la testostérone.

Un système de tubes transporte les spermatozoïdes produits, des testicules au pénis. Les tubules séminifères convergent vers un réseau de tubules très fins appelé rete testis (L. *réseau*) qui confluent dans un tube contourné, l'épididyme. L'épididyme a trois fonctions principales : (1) Il stocke les spermatozoïdes jusqu'à ce qu'ils soient matures et prêts à être éjaculés, (2) il contient des muscles lisses dont les contractions péristaltiques permettent la progression des spermatozoïdes vers le pénis et (3) il sert de système conducteur et de voie de passage faisant le lien entre le testicule et le canal déférent (vas deferens ou spermiducte). Le canal déférent remonte, quitte le scrotum et passe à travers la partie inférieure de la paroi abdominale via le canal inguinal. L'affaiblissement de la paroi abdominale, à ce niveau, est à l'origine d'une hernie inguinale. (L'intestin peut alors faire protrusion dans le scrotum). Le canal déférent passe ensuite autour de la vessie urinaire, puis s'élargit pour former l'ampoule (*voir Figure 29.6*). L'ampoule stocke les spermatozoïdes jusqu'à ce qu'ils soient éjaculés. Après l'ampoule, le canal déférent prend le nom de canal éjaculateur. L'urètre est la partie terminale du tractus reproducteur mâle.

Après avoir contourné la vessie, le canal déférent reçoit les sécrétions de plusieurs glandes accessoires, les vésicules séminales, la prostate et les glandes bulbo-urétrales (*voir Figure 29.6*). Les sécrétions de la paire de **vésicules séminales** renferment de l'eau, du fructose, des prostaglandines et de la vitamine C. Elles procurent la source d'énergie nécessaire à la motilité des spermatozoïdes et participent à la neutralisation de l'acidité protectrice naturelle du vagin. (Le pH du vagin est entre 3 et 4, mais la mobilité et le pouvoir fécondant des spermatozoïdes sont augmentés lorsque le pH atteint 6). La **prostate** sécrète de l'eau, des enzymes, du cholestérol, des tampons salés et des phospholipides. Les **glandes bulbo-urétrales** (ou glandes de Cowper N. d. T.) produisent un liquide clair et alcalin qui lubrifie le pénis avant le rapport sexuel. Le fluide qui renferme les spermatozoïdes et les sécrétions glandulaires porte le nom de **semence** (L. *semini*, graine). L'éjaculat humain représente une semence moyenne de 3 à 4 ml et contient entre 300 et 400 millions de spermatozoïdes.

Le pénis assure deux fonctions. Il élimine l'urine au cours du réflexe de miction et il transporte la semence lors de l'éjaculation. L'urètre est le canal qui assure ces deux fonctions. En plus de l'urètre, le pénis comprend trois bandes cylindriques de tissu érectile ; deux corps caverneux et un corps spongieux (*Voir Figure 29.6*). Le corps spongieux s'étend sous le corps caverneux et son extrémité renflée constitue le gland du pénis. La peau susceptible de se dégager qui le recouvre est le prépuce. La **circoncision** est l'élimination du prépuce pour des raisons religieuses ou de santé. Actuellement, beaucoup de circoncisions sont pratiquées, car cette pratique diminuerait, selon certains, les risques de cancer du pénis.

Un spermatozoïde humain comprend une tête, une pièce intermédiaire et une queue (Figure 29.7*c*). La tête renferme le noyau haploïde, avec ADN et protéines associées. L'acrosome, une coiffe sur la majeure partie du noyau, contient une enzyme, l'acrosine, impliquée dans la perforation de la couche externe de l'ovocyte II et la pénétration du spermatozoïde. La queue du spermatozoïde est structurée autour d'un cylindre de microtubules qui se courbe et produit les mouvements ondulatoires. La spirale de mitochondries de la pièce intermédiaire synthétise l'ATP nécessaire à ces mouvements.

**TABLEAU 29.1**
**Principales hormones sexuelles d'un homme adulte**

| HORMONE | FONCTIONS | SOURCE |
|---|---|---|
| FSH (Follicle-stimulating hormone) | Maturation des spermatozoïdes ; augmente la production de testostérone | Glande pituitaire |
| GnRH (Gonadotropin – releasing hormone) | Contrôle la sécrétion pituitaire | Hypothalamus |
| Inhibine | Inhibe la sécrétion de FSH | Cellules sustentaculaires des testicules |
| LH (Luteinizing hormone) ou ICSH (Interstitial cell-stimulating hormone) | Stimule la sécrétion de testostérone | Glande pituitaire |
| Testostérone | Augmente la production de spermatozoïdes ; stimule le développement des caractères sexuels mâles primaires et secondaires ; inhibe la sécrétion de LH | Cellules interstitielles des testicules |

## Contrôle hormonal de la fonction reproductrice mâle

Avant qu'un mâle n'atteigne la maturité sexuelle, des hormones régulatrices spécifiques doivent entrer en jeu (Tableau 29.1). Les hormones mâles sont collectivement appelées **androgènes** (Gr. *andros*, homme + *gennan*, générer, produire). Les hormones qui proviennent de la glande pituitaire et agissent sur les testicules (et les ovaires chez la femme) sont des **gonadotropines**. Comme indiqué précédemment, les cellules interstitielles produisent la **testostérone**, hormone sexuelle mâle. La Figure 29.8 présente les mécanismes de feed-back négatif qui régulent la production et la sécrétion de la testostérone ainsi que ses actions. Quand le niveau de testostérone dans le sang décroît, l'hypothalamus est stimulé et sécrète la GnRH (gonadotropine-releasing hormone). GnRH stimule la sécrétion de FSH (follicle-stimulating hormone) et LH (luteinizing hormone), aussi appelée ICSH (interstitial cell-stimulating hormone), dans le sang. (FSH et LH ont été nommés initialement d'après leurs fonctions chez le sexe femelle, mais leur structure moléculaire est exactement la même chez les mâles). FSH initie la spermatogenèse à partir des spermatogonies et LH active les cellules interstitielles et la sécrétion de testostérone. Le cycle est bouclé lorsque la testostérone inhibe par feed-back négatif la sécrétion de LH et que l'inhibine, une autre hormone, est sécrétée. L'inhibine inhibe la sécrétion de FSH par la pituitaire antérieure. Ce cycle maintient la spermatogenèse à un taux constant (homéostasie).

### Synthèse de la section 29.5

La semence comprend les spermatozoïdes produits par les testicules et le liquide sécrété par les vésicules séminales et la prostate. La stimulation sexuelle provoque l'érection du pénis puis, répétée, conduit à l'éjaculation de la semence. La production des spermatozoïdes et la sécrétion de testostérone par les glandes génitales sont contrôlées par la FSH et la LH de l'hypophyse antérieure.

***La sélection naturelle devrait-elle favoriser les mâles qui produisent plus de spermatozoïdes plutôt que ceux qui en produisent peu ? Argumentez votre réponse.***

## 29.6 Le système reproducteur humain femelle est typique des mammifères femelles

### Compétences à acquérir

1. Décrire la séquence des évènements qui conduit à la production d'un ovocyte.
2. Expliquer les quatre phases du cycle oestrien des mammifères.

Le rôle reproducteur des humains de sexe femelle est plus complexe que celui des mâles. Non seulement les femelles produisent des gamètes (œufs vierges ou ovules), mais après fécondation, elles nourrissent, transportent et protègent l'embryon en cours de développement. Après la naissance, la mère allaite l'enfant pendant un certain temps. Une autre différence entre les deux sexes est la rythmicité mensuelle du système reproducteur femelle.

Le système reproducteur du sexe femelle comprend un certain nombre de structures spécialisées (Figure 29.9) :

1. Deux ovaires qui produisent les gamètes et les hormones sexuelles femelles, œstrogène et progestérone.
2. Deux tubes utérins, un pour chaque ovaire, qui transportent les œufs des ovaires à l'utérus. La fécondation intervient habituellement dans le tiers supérieur du tube utérin.
3. Si la fécondation a lieu, l'utérus reçoit le blastocyste et abrite l'embryon en cours de développement.
4. Le vagin reçoit la semence du pénis introduit au cours du rapport sexuel. C'est le site de sortie du flux menstruel et le canal qu'emprunte le « bébé » qui quitte l'utérus au moment de la naissance.
5. Les organes génitaux externes ont des fonctions protectrices et jouent un rôle dans l'excitation sexuelle.
6. Les glandes mammaires, contenues dans les deux seins, produisent le lait pour le nouveau-né.


**Animation**
Système reproducteur femelle


**Animation**
Anatomie et physiologie reproductrices femelles

Feedback négatif
Feedback négatif
Hypothalamus
Pituitaire antérieure (adénohypophyse)
Pituitaire postérieure (neurohypophyse)
GnRH
Feedback négatif
Feedback négatif
LH
FSH
Gonadotropines
Inhibine
Cellules interstitielles des testicules
Cellules spermatogéniques des testicules
Sécrétion de testostérone (stimule)
Spermatogenèse
Tubules séminifères ou spermatogenèse
Tissus somatiques (stimulation de la croissance musculaire)
Caractères sexuels secondaires mâles (barbe)
Caractères sexuels primaires (organes génitaux matures)
Cerveau (changements dans le comportement)

**FIGURE 29.8**

**Contrôle hormonal de la fonction reproductrice des hommes adultes.** Les mécanismes de feedback négatif (voies en pointillés rouges) par lesquels l'hypothalamus contrôle la maturation des spermatozoïdes et le développement des caractères sexuels secondaires. (GnRH = gonadotropin-releasing hormone ; LH = luteinizing hormone ; FSH = follicle-stimulating hormone).

## Production et transport de l'œuf

Les gonades femelles, au nombre de deux, sont les **ovaires** (L. *ovum*, œuf ) qui produisent les œufs et les hormones femelles. Les ovaires sont localisés dans la région pelvienne de l'abdomen, un de chaque côté de l'utérus. Une section transversale d'un ovaire révèle la présence de structures arrondies dont certaines sont creuses, appelées follicules que l'on peut considérer comme les centres de formation des gamètes (ovogenèse ou oogenèse) (Figure 29.10). Chaque follicule renferme un « œuf immature » au stade d'ovocyte primaire et les follicules sont toujours présents à plusieurs stades de développement. Les follicules les plus évolués renferment un ovocyte secondaire. Après la libération de l'ovocyte secondaire (communément appelé œuf), au cours d'un processus appelé **ovulation**, les cellules folliculaires se multiplient et le follicule se transforme en corps jaune, tissu endocrine temporaire qui continue à sécréter des œstrogènes et produit également de la progestérone. (N. d. T une précision concernant les termes œuf, ovule, ovocyte et ovulation. L'ovulation est la libération par l'ovaire de l'ovule, c'est-à-dire du gamète femelle apte à être fécondé ; ce gamète est au stade d'ovocyte secondaire dans le cas de l'espèce humaine comme de tous les vertébrés ; l'œuf est, d'une façon générale et embryologiquement parlant, la cellule capable de conduire un développement, donc un ovule dans le cas d'un développement parthénogénétique, l'ovule fécondé ou zygote dans la majorité des autres cas. Par extension, l'ovule émis par l'ovaire est un œuf que l'on doit qualifier de vierge).

Les tubes utérins, qui reçoivent l'ovocyte secondaire, portent encore le nom de **trompes utérines ou trompes de Fallope** (*voir Figure 29.9*). L'extrémité ouverte de la trompe (le pavillon) est frangée de prolongements en forme de plumes qui encerclent l'ovaire. Chaque mois, l'ovocyte secondaire libéré est capturé par les mouvements des franges qui le poussent dans le tube.

Contrairement au spermatozoïde, l'ovocyte II n'est pas doué de mobilité. Ce sont les contractions péristaltiques de la trompe et les battements ciliaires des cellules épithéliales qui assurent sa progression (Fig. 29.11). La fécondation intervient généralement dans le tiers supérieur de la trompe. L'ovocyte fécondé (zygote) continue son trajet vers l'utérus dans la paroi duquel il s'implante. Cela dure entre quatre et sept jours. Si la fécondation n'a pas lieu, l'ovocyte secondaire dégénère dans la trompe utérine.



**Animation**
**Maturation du follicule et de l'ovocyte**

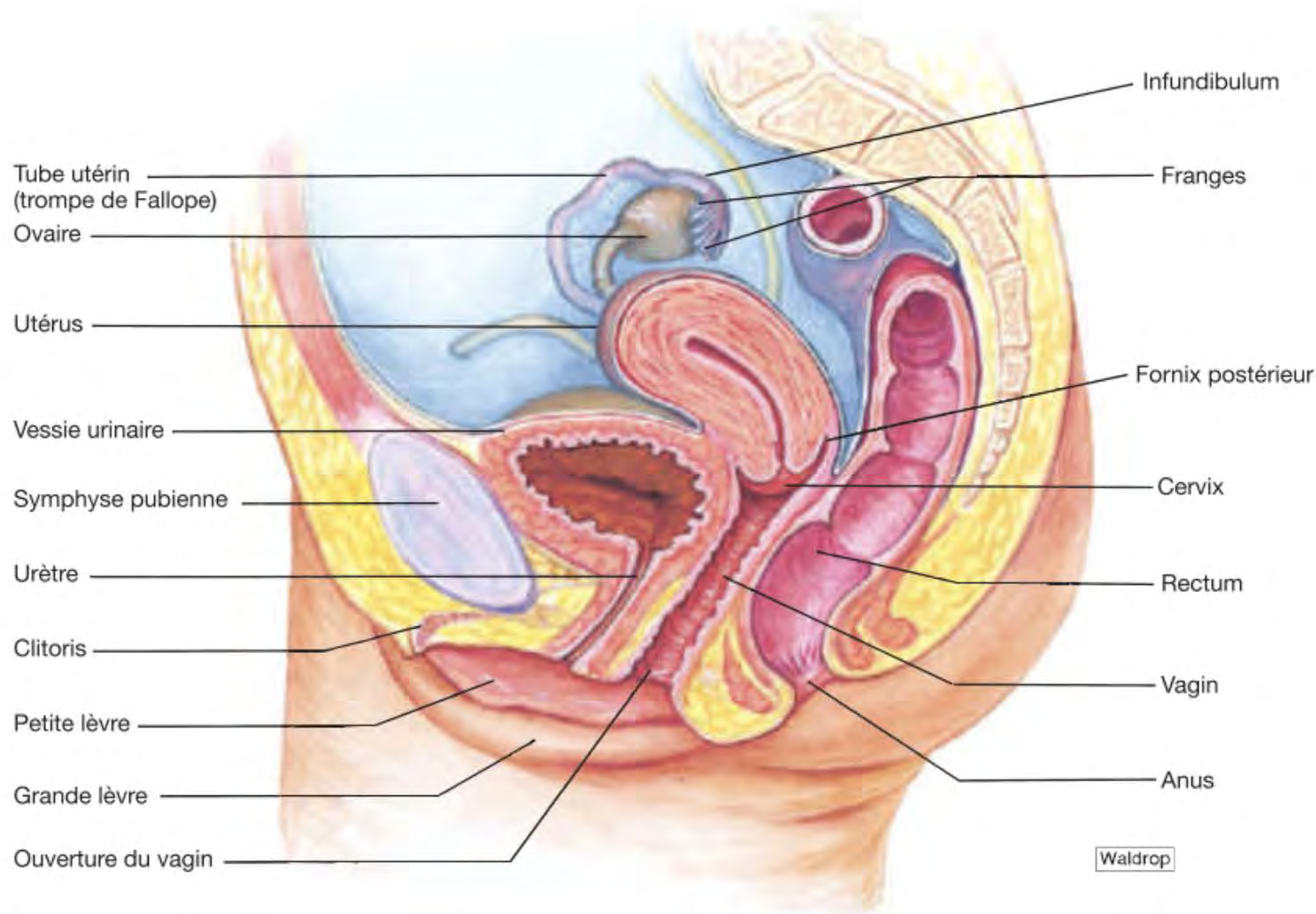



**FIGURE 29.9**

**Vue latérale du système reproducteur de la femme.** Deux tubes utérins qui convergent vers l'utérus et deux ovaires.

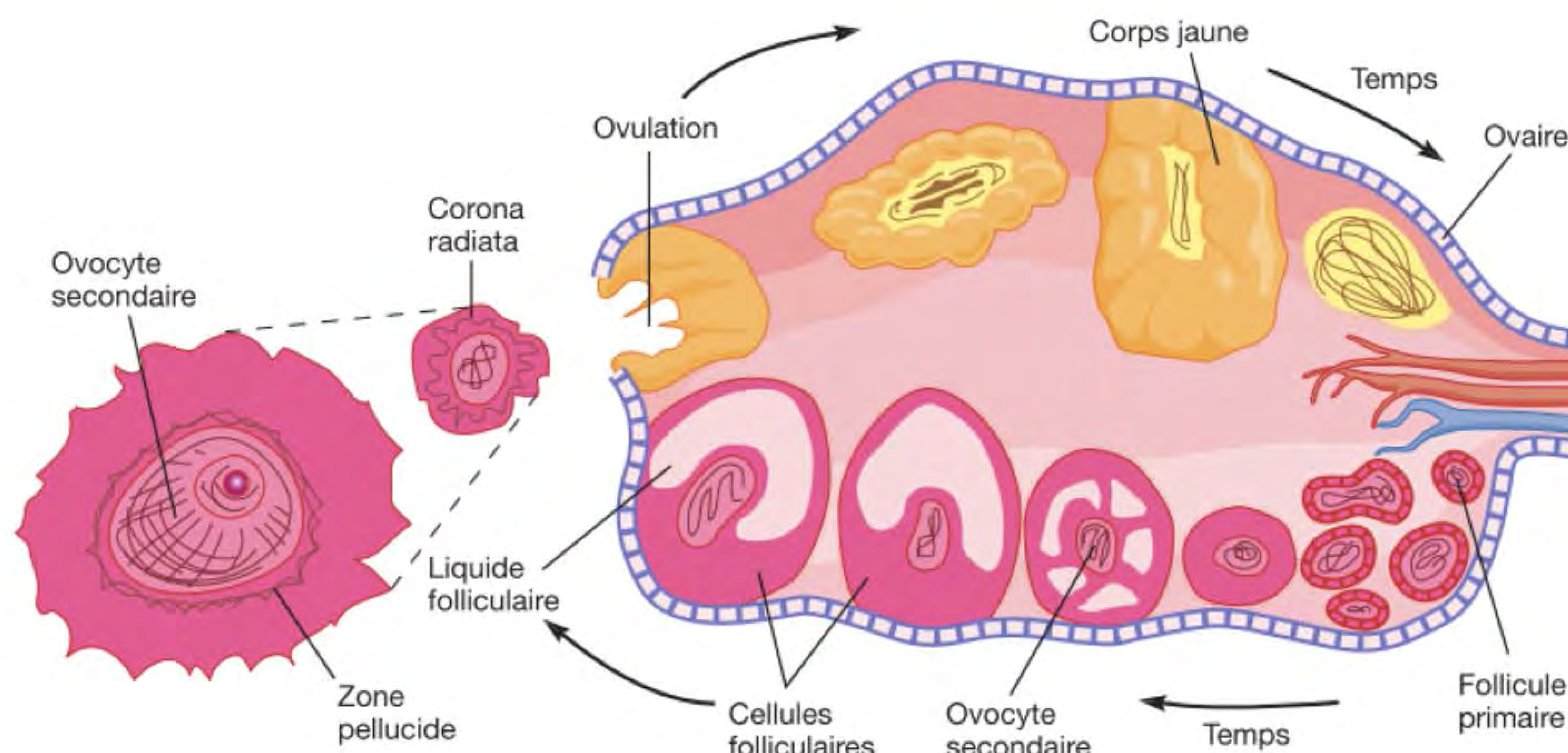



**FIGURE 29.10**

**Coupe transversale dans un ovaire humain.** Les évènements du cycle ovarien comprennent la croissance et la maturation du follicule primaire, l'ovulation (rupture du follicule mature et libération de l'ovocyte secondaire), la formation et la maintenance (durant la gestation) ou la dégénérescence (si pas gestation) d'une structure endocrine appelée le corps jaune. Les positions de l'ovocyte, des follicules et du corps jaune sont différentes de manière à illustrer la notion de cycle. Un ovocyte, toutefois, mature au même site, du début du cycle à l'ovulation.

Les trompes débouchent dans l'**utérus**, un organe musculaire creux situé devant le rectum et derrière la vessie (Figure 29.12). L'utérus se termine par une portion étroite appelée cervix ou col utérin qui le relie au vagin. La paroi de l'utérus comprend trois couches de tissus. La couche externe (périmètre) s'étend au-delà de l'utérus et forme deux larges ligaments qui attachent l'utérus aux parois latérales du pelvis. La couche moyenne musculaire (myomètre Gr. *myo*, muscle + *metra*, matrice) constitue la majeure partie de l'épaisseur de la paroi. L'endomètre est la muqueuse qui contient de nombreux vaisseaux sanguins et des glandes simples.

Le **vagin** est un tube musculaire de 8 à 10 cm de long. Sa paroi est composée principalement de muscle lisse et de tissu conjonctif élastique.

Les organes génitaux externes, ou génitalia, comprennent le pubis (mont de Vénus), les grandes lèvres, les petites lèvres, les glandes vestibulaires, le clitoris et l'ouverture du vagin (*voir*



**FIGURE 29.11**

**Bordure ciliée des tubes utérins.** Le battement des cils sur la surface des cellules des tubes utérins propulse l'ovocyte secondaire vers le bas et aide, peut-être, à la progression des spermatozoïdes vers le haut (MEB x 1000).

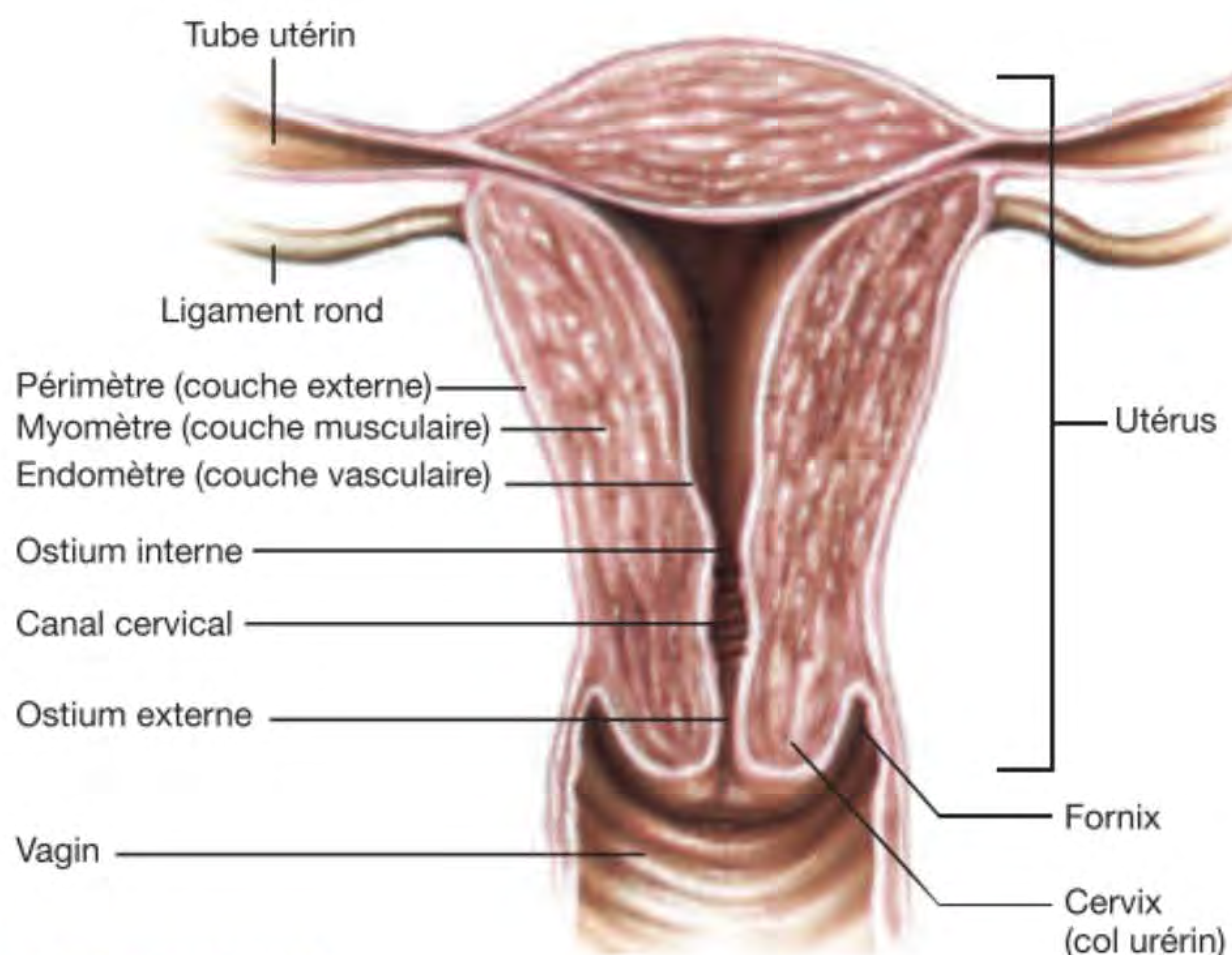



**FIGURE 29.12**

**Utérus de la femme.** Cette section frontale de l'utérus montre les trois couches tissulaires principales. La couche externe est le périmètre. Le myomètre, couche moyenne, constitue l'essentiel de l'épaisseur de la paroi utérine. Elle est composée de fibres musculaires lisses. La couche la plus interne est une muqueuse spécialisée appelée endomètre, riche en vaisseaux et glandes tubulaires qui s'enfoncent profondément. Les éléments issus de la déstructuration de l'endomètre font partie du flux menstruel.

*figure* 29.9). Leur ensemble porte le nom de **vulve**. Chez les jeunes femmes, l'ouverture vaginale est partiellement couverte d'une fine membrane, l'hymen, qui peut être rompue au cours d'activités normales, mais intenses, ou durant l'activité sexuelle.

Les **glandes mammaires** (L. *mammae*, mamelles) sont des glandes sudoripares modifiées qui produisent et sécrètent le lait. Elles renferment des quantités variables de tissu adipeux. La quantité de tissu adipeux conditionne la taille des seins, mais d'une femme à une autre, la quantité de tissu mammaire ne varie pas beaucoup.

## Contrôle hormonal de la fonction reproductrice femelle

Le mâle est continuellement fertile de la puberté à un âge avancé et, pendant cette période, sécrète en permanence des hormones sexuelles. La femelle, par contre, n'est fertile que durant quelques jours par mois et le profil des sécrétions hormonales est étroitement en relation avec l'ovulation, c'est-à-dire la production cyclique par l'ovaire d'un ovocyte II.

La production cyclique d'hormones contrôle le développement de l'ovocyte secondaire dans un follicule (Figure 29.13 ; Tableau 29.2). La gonadotropin-releasing hormone (GnRH)

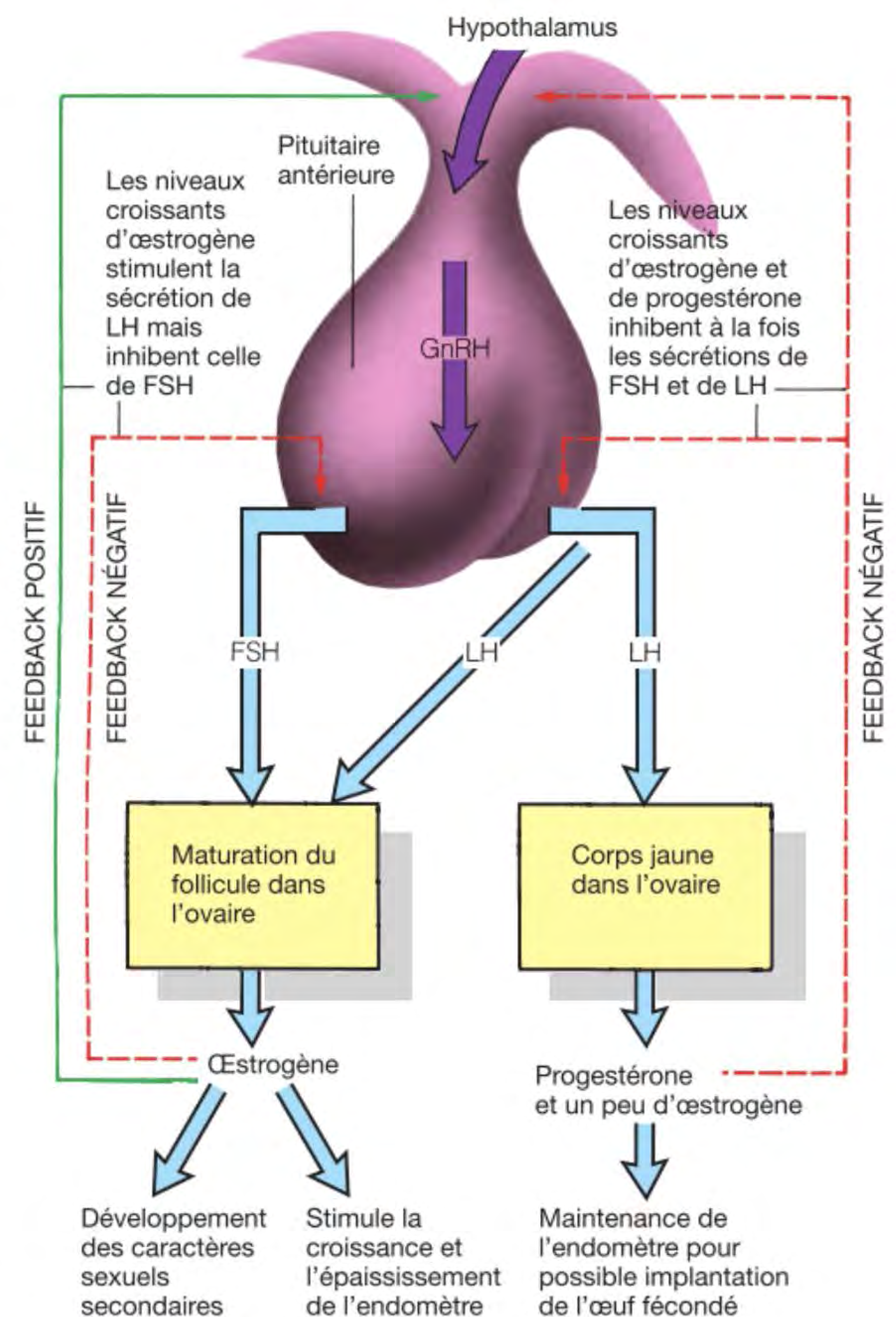



**FIGURE 29.13**

**Contrôle hormonal des fonctions reproductrices chez la femme.** Les boucles de feedback impliquent l'hypothalamus, la pituitaire antérieure et les ovaires. La gonadotropin-releasing hormone (GnRH) active la libération de FSH et LH. Les deux systèmes de feedback négatif (voies rouges en pointillés) et un mécanisme de feedback positif (voie colorée en vert) contrôlent le cycle ovarien.

**TABLEAU 29.2**
**Principales hormones sexuelles de la femme**

| HORMONE | FONCTION(S) | SOURCE(S) |
|---|---|---|
| Oestrogène (oestradiol) | Stimule l'épaississement de la paroi utérine, la maturation de l'ovocyte et le développement des caractères sexuels femelles ; inhibe la sécrétion de FSH ; augmente la sécrétion de LH | Follicule ovarien, corps jaune |
| FSH (follicle-stimulating hormone) | Stimule la croissance de l'ovocyte et du follicule ; augmente la sécrétion d'œstrogène ; stimule la formation de nouveau gamète et le développement de la paroi utérine après menstruation | Glande pituitaire |
| GnRH (gonadotropin- releasing hormone) | Contrôle la sécrétion pituitaire | Hypothalamus |
| hCG (human chorionic gonadotropin) | Empêche la dégradation du corps jaune ; stimule la sécrétion d'œstrogène et de progestérone par le corps jaune | Membranes embryonnaires et placenta |
| Inhibine | Inhibe la sécrétion de FSH par la pituitaire antérieure | Ovaires |
| LH (Luteinizing hormone) | Stimule le développement de l'ovocyte et du follicule ; stimule l'ovulation ; augmente la sécrétion de progestérone ; induit le développement du corps jaune | Glande pituitaire |
| Ocytocine | Stimule les contractions utérines durant le travail (parturition) et l'éjection du lait durant l'allaitement | Glande pituitaire |
| Prolactine | Provoque la sécrétion de lait par les glandes mammaires après la naissance | Glande pituitaire |
| Progestérone | Stimule l'épaississement de la paroi utérine | Corps jaune |
| Relaxine | Accroît la flexibilité de la symphyse pubienne durant la parturition et favorise la dilatation du col utérin durant le travail et la délivrance | Placenta et ovaires |

hypothalamique agit sur la glande pituitaire antérieure (anté ou adénohypophyse) et stimule la libération de FSH et de LH qui induisent la maturation de l'ovocyte et son émission. Ces hormones régulent le **cycle menstruel**, qui correspond à la préparation cyclique de l'utérus pour recevoir l'œuf fécondé et le **cycle ovarien**, au cours duquel l'ovocyte progresse dans sa maturation jusqu'à l'ovulation. Ces transformations cycliques et mensuelles débutent à la puberté. Entre 45 et 55 ans, les ovaires deviennent moins réceptifs aux stimulines hypophysaires, FSH et LH, ne synthétisent plus les quantités normales de progestérone, d'œstrogène et le cycle menstruel cesse. C'est la **ménopause** (Gr. *men*, mois + *pausis*, arrêt).

Une façon de comprendre le profil hormonal d'un cycle mensuel normal est de suivre le développement de l'ovocyte et les évènements physiques du cycle menstruel (Figure 29.14 ; Tableau 29.3). En moyenne, le cycle est de 28 jours, mais peut varier entre 22 et 45 jours. Durant cette période, se déroulent les évènements suivants :

1. Le centre de contrôle de l'ovulation et de la menstruation est l'hypothalamus. Il libère, selon un cycle régulier, GnRH, qui stimule la sécrétion de FSH et de LH par la pituitaire antérieure (*voir Figure 29.13*).
2. FSH induit le développement de l'ovocyte dans un des follicules immatures ovariens.
3. Les follicules produisent des œstrogènes qui entraînent une prolifération de l'endomètre ainsi que l'inhibition de la sécrétion hypophysaire de FSH.
4. Le taux élevé d'œstrogènes vers le milieu du cycle déclenche la sécrétion de LH par la pituitaire antérieure (via l'hypothalamus). Ce feed-back positif provoque la croissance rapide du follicule mature et la libération de l'ovocyte secondaire (ovulation). LH induit également la transformation du follicule qui se referme sur lui-même et se transforme en un autre tissu endocrine, le corps jaune.
5. Le corps jaune sécrète œstrogène et progestérone qui complètent le développement de l'endomètre et le maintiennent ainsi pendant 10 à 14 jours.
6. Si l'ovocyte n'est pas fécondé, le corps jaune dégénère en corps blanc ou corps fibreux et les sécrétions hormonales cessent.
7. En l'absence d'hormones ovariennes, l'endomètre dégénère et la **menstruation** prend place (la menstruation correspond aux règles N. d. T.). Le flux menstruel est principalement composé de cellules endométrales détachées, de mucus et de sang.
8. Les taux circulants de progestérone et d'œstrogène baissant, l'hypophyse antérieure sécrète à nouveau FSH qui induit le développement d'un autre follicule (ou de plusieurs, mais un seul arrivera à maturité, les autres dégénérant et devenant atrésiques N. d. T.) et le cycle mensuel est enclenché.

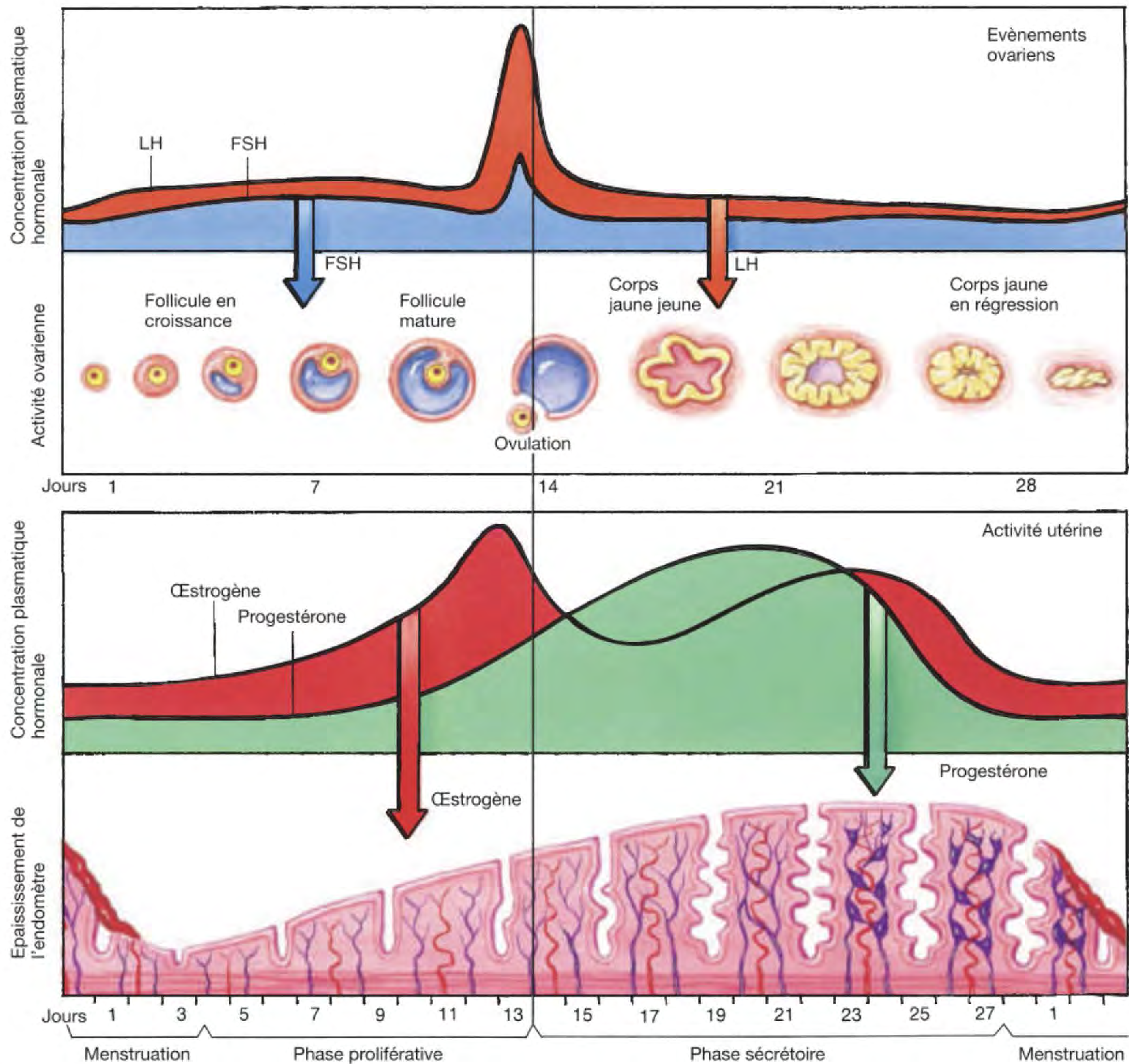



**FIGURE 29.14**

**Évènements majeurs des cycles ovarien et menstruel femelles.** Les deux diagrammes mettent en relation les gonadotropines, les hormones ovariennes, le développement folliculaire, l'ovulation et les changements dans l'anatomie de l'utérus au cours des cycles.

**TABLEAU 29.3**
**RÉSUMÉ DES ÉVÈNEMENTS DU CYCLE MENSTRUEL**

| PHASE | EVENEMENT(S) | DUREE EN JOURS* |
|---|---|---|
| Folliculaire | Le follicule mature dans l'ovaire ; menstruation (endomètre détruit) ; reconstruction de l'endomètre | 1-5 |
| Ovulation | Emission de l'ovocyte secondaire par l'ovaire | 6-14 |
| Lutéale | Le corps jaune se forme ; l'endomètre s'épaissit et devient glandulaire | 15-28 |

* Prenant comme exemple un cycle menstruel de 28 jours

## Régulation hormonale chez la femme enceinte

La gestation est caractérisée par une nouvelle série d'évènements physiologiques. Les ovaires sont directement affectés, car tandis que l'embryon se développe, certaines de ses cellules et le placenta sécrètent la gonadotrophine chorionique (hCG) qui empêche la dégénérescence du corps jaune. La progestérone qui continue à être libérée maintient en état la muqueuse utérine. Après un certain temps, le placenta prend le relais et produit de la progestérone, le corps jaune dégénère alors. Deux semaines après l'implantation, la concentration d'hCG est si élevée dans le sang ainsi que dans l'urine, que sa présence peut être révélée par immunocytochimie (test de la grossesse). D'autres hormones sont ensuite sécrétées par la mère pendant le développement de l'embryon qu'elle porte. Par exemple, la prolactine et l'ocytocine déclenchent la sécrétion et l'éjection du lait des glandes mammaires après la naissance.

L'ocytocine et les prostaglandines stimulent également les contractions utérines qui expulsent le fœtus hors de l'utérus durant l'accouchement (parturition).

## Mammifères à cycles oestriens

La menstruation est absente chez les mammifères à cycle oestrien. Bien que ces mammifères perdent cycliquement des cellules endométrales, ils ne saignent pas au cours du processus. Le cycle oestrien se déroule en quatre phases : prooestrus, oestrus, metoestrus et dioestrus qui correspondent aux phases proliférative, de milieu de cycle, sécrétoire et menstruelle du cycle menstruel de l'endomètre (*Voir Chapitre 22 pour plus de détails sur les cycles reproducteurs des mammifères*).

### Synthèse de la section 29.6

À la puberté, quelques ovocytes sont stimulés par la FSH pour se développer à chaque cycle menstruel. Durant la phase folliculaire, un follicule devient mature ; l'ovulation, déclenchée par la LH est l'émission de l'ovocyte secondaire du follicule. L'ovocyte secondaire, s'il est fécondé, termine sa division méiotique. Durant la phase lutéale, le développement d'un autre ovocyte est inhibé. Si la fécondation n'a pas lieu, l'endomètre est éliminé dans le saignement menstruel. Les quatre phases qui se succèdent chez un mammifère à cycle oestrien sont le prooestrus, l'oestrus, le metoestrus et le dioestrus.

***En quoi les fonctions de FSH et LH sont-elles similaires chez les êtres humains mâles et femelles ? En quoi diffèrent-elles ?***

# 29.7 Développement prénatal et naissance chez un humain

### Compétences à acquérir

1. Décrire les évènements importants qui se déroulent durant le premier trimestre de la gestation humaine.
2. Expliquer le rôle du placenta.

Cette section s'intéresse à l'évènement essentiel de la reproduction – la période de gestation d'une durée de neuf mois durant laquelle la femme porte, nourrit et protège l'embryon qui se développe pour devenir le fœtus arrivé à son terme.

## Évènements du développement prénatal : du zygote au nouveau-né

Le développement humain peut être divisée en périodes prénatale (« avant la naissance ») et postnatale (« après la naissance »). Durant la période prénatale le futur individu débute la vie comme zygote, qui devient une masse arrondie de cellules appelée morula puis un blastocyste qui s'implante dans l'endomètre. De deux semaines après la fécondation à la fin de la huitième semaine de son existence, c'est un embryon. À partir de la neuvième semaine jusqu'à la naissance, c'est un fœtus. Au cours de la naissance et après, c'est le nouveau-né ou nourrisson ou, plus familièrement bébé.

La gestation est communément divisée en périodes de trois mois ou trimestres. Le premier trimestre débute à la fécondation et correspond à la période à l'issue de laquelle la plupart des organes sont formés. Les deux derniers trimestres sont principalement des périodes de croissance pour le fœtus.

### *Le premier trimestre*

Après fécondation, le zygote se divise en même temps qu'il progresse dans la trompe (Figure 29.15). Il se transforme en une masse pleine de cellules ou **morula** et, au quatrième jour devient une blastula de 50 à 120 cellules appelée **blastocyste**.

Le stade suivant du développement intervient quand le blastocyste adhère à la muqueuse utérine, puis s'implante. Durant l'implantation, les cellules externes du blastocyste, qui constituent le trophoblaste, prolifèrent et envahissent l'endomètre. L'implantation est généralement terminée 11 à 12 jours après la fécondation ; à partir de là la femme est considérée comme en gestation ou enceinte.

Une des caractéristiques uniques du développement mammalien est que la plupart des cellules de l'embryon précoce ne participent pas à l'édification du corps, mais forment des annexes qui assurent support et protection. Seule la masse interne est à l'origine des tissus embryonnaires (bouton embryonnaire N. d. T.). Ces cellules s'agencent en un feuillet aplati qui entreprend une gastrulation similaire à celle des reptiles et des oiseaux.

La gastrulation terminée, l'organogenèse et la croissance occupent le reste du premier trimestre (Figure 29.16). Des évènements de régulation et d'interactions tissulaires inductives mettent en forme la plupart des systèmes d'organes. Au milieu du premier trimestre, la majorité des systèmes du corps est en place.

### *Le second trimestre*

Pendant le second trimestre (quatrième mois), la croissance du fœtus est spectaculaire. La « mère» prend conscience des mouvements de son fœtus. Les battements cardiaques peuvent être entendus avec un stéthoscope. Durant le sixième mois, les paupières supérieures et inférieures se séparent et les cils se différencient. Au cours du septième mois, les yeux s'ouvrent. Pendant cette période, le squelette s'ossifie.

### *Le troisième trimestre*

Il s'étend du septième mois à la naissance. Arrivé à ce stade, le fœtus est suffisamment développé (par rapport aux systèmes circulatoire et respiratoire) pour potentiellement survivre en cas de naissance prématurée. Durant le dernier mois, le poids du fœtus double.

## Le placenta : site d'échange et producteur d'hormone

La durée élevée de la gestation chez les mammifères est possible, en partie en raison des annexes extra-embryonnaires apparues chez les premiers amniotes : amnios, sac vitellin, chorion et allantoïde. Les deux dernières constituent la partie embryonnaire du placenta. (Le placenta est une annexe extra-embryonnaire particulière en ce sens que c'est une structure duale, dans la constitution de laquelle participent des tissus embryonnaires puis fœtaux et des tissus maternels N. d. T.). Le **placenta** est l'organe qui sustente l'embryon et le fœtus durant la gestation et à travers lequel les gaz, les nutriments et les déchets sont échangés entre les systèmes circulatoires de la

Clivage

Stade 8-cellules (2)

Stade 4-cellules (1)

Stade 2-cellules

Zygote

Noyau de l'oeuf

Noyau spermatique

Morula (3)

Jeune blastocyste (4)

Blastocyste tardif (5-7)

Blastocyste implanté

Ovaire

Corps jaune

Follicule en maturation

Ovulation

Spermatozoïdes

Fécondation

Œuf

Ovocyte secondaire

**FIGURE 29.15**

**Premiers stades du développement humain.** Les nombres entre parenthèses indiquent les jours après la fécondation. L'ovocyte secondaire est fécondé dans le tiers supérieur du tube utérin, entreprend un clivage durant son trajet dans le tube et finalement le blastocyste qui en dérive s'implante dans l'endomètre utérin.




**FIGURE 29.16**

**Développement embryonnaire humain.** (*a*) Un zygote. (*b*) Le stade à 4 cellules. (*c*) Une blastula. (*d*) Embryon âgé de 5 semaines. (*e*) L'embryon à 8 semaines. (*f*) Embryon à dix semaines. (*g*) Le fœtus à environ 3 mois.

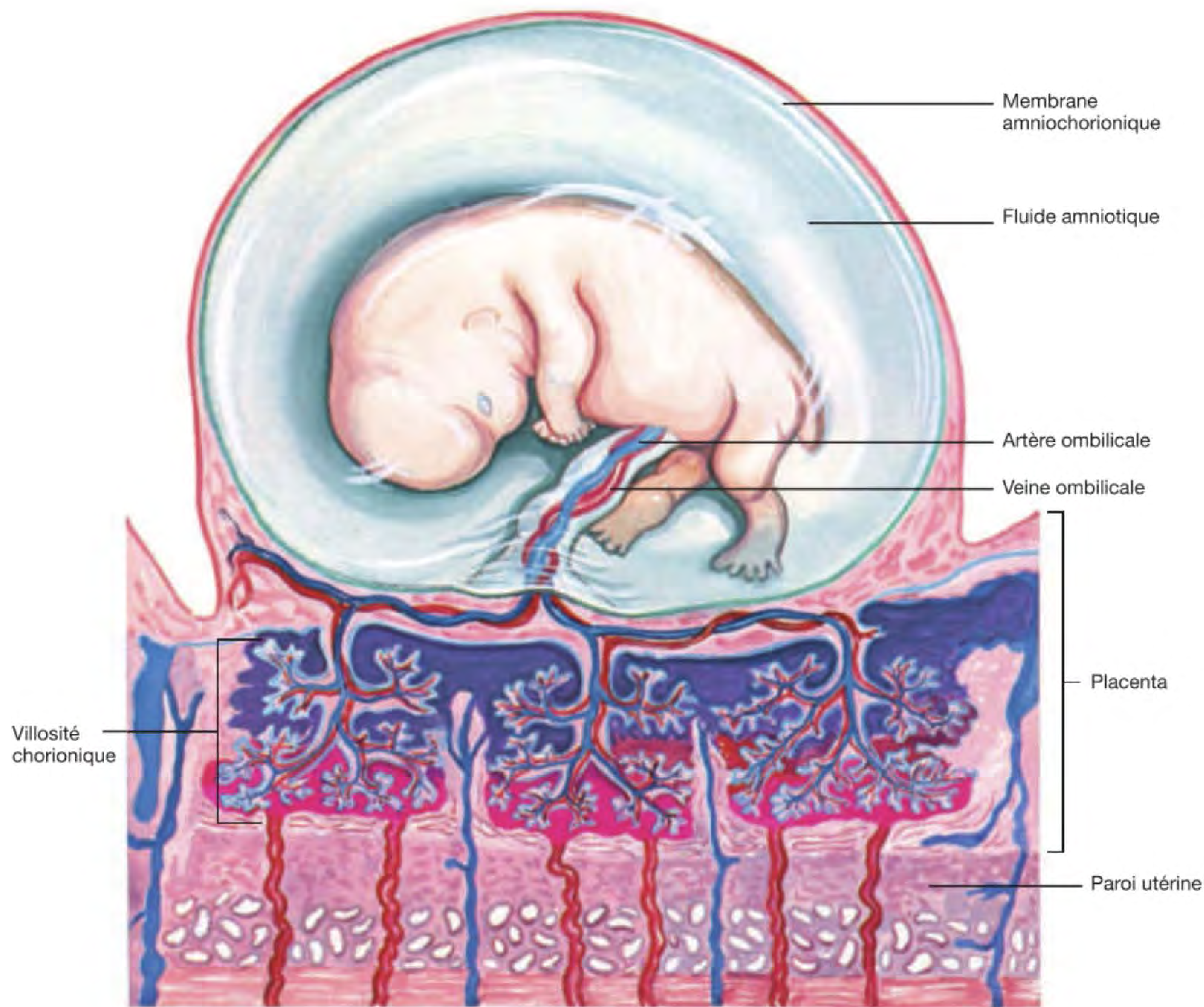



**FIGURE 29.17**

**Fœtus et placenta à sept semaines.** Les circulations maternelle et fœtale sont en contact étroit au niveau des villosités chorioniques, mais ne se mélangent pas. Les branches des artères maternelles dans la paroi de l'utérus s'ouvrent dans des flaques près des villosités. L'oxygène et les nutriments présents dans le sang maternel diffusent dans les capillaires fœtaux du placenta. Les capillaires fœtaux confluent dans la veine ombilicale enfermée dans le cordon ombilical. De là, le sang frais circule dans tout le corps du fœtus. Le sang désoxygéné et dépourvu de nutriments retourne au placenta par les artères ombilicales, qui se ramifient en capillaires, à partir desquels les produits de déchets diffusent du côté maternel.

mère et du fœtus (Figure 29.12). Les petites projections en doigts de gant qui émergent du blastocyste pendant l'implantation se différencient en nombreuses villosités choriales dont l'axe est occupé par les vaisseaux sanguins embryonnaires. Ces vaisseaux ne fusionnent pas avec ceux de la mère ; les deux courants sanguins demeurent séparés durant toute la gestation. Le **cordon ombilical** met en relation le placenta avec l'abdomen du fœtus. Il est parcouru par deux artères et une veine ombilicales fœtales enroulées l'une autour des autres.

## Naissance : une fin et un début

Environ 266 jours après la fécondation, ou 280 jours après le début de la dernière période menstruelle, l'enfant humain est né. Le processus de la naissance est la **parturition** (L. *parturire*, petre au labeur). Durant la parturition, les muscles utérins de la mère se contractent et le col utérin se dilate ou s'ouvre. Sous l'effet de la relaxine, hormone produite par les ovaires et le placenta, les os pelviens se séparent légèrement de manière à ce que l'enfant puisse passer par le canal de naissance (le vagin).

Des changements dans les taux circulants d'hormones initient la parturition. Quand le fœtus arrive à terme, sa glande pituitaire sécrète l'hormone adrénocorticotrope (ACTH) qui stimule la production de stéroïdes par les glandes adrénales. Les stéroïdes agissent sur le placenta qui produit des prostaglandines, lesquelles, en synergie avec l'ocytocine émise par l'hypophyse maternelle, provoque les puissantes contractions utérines. La fréquence des contractions augmente sur une période de 2 à 18 heures, pendant laquelle le col utérin se dilate pleinement et le sac amniotique (la poche des eaux N. d. T.) se rompt. Généralement, une heure après ces évènements, l'enfant est expulsé de l'utérus (Figure 29.18*a-c*). Les contractions utérines se poursuivent pour expulser le placenta et les membranes fœtales, étape communément appelée **l'après-naissance**

Symphyse pubienne
Urètre
Placenta
Vessie urinaire
Vagin
Col utérin
Rectum

(a) **Fœtus âgé de 9 mois**

Rupture du sac amniotique

(b) **Premier stade de la naissance : dilatation du col utérin**

Placenta

(c) **Second stade de la naissance : émergence du « bébé »**

Placenta
Utérus
Cordon ombilical

(d) **Troisième stade de la naissance : expulsion du placenta (après naissance)**

**FIGURE 29.18**

**Stades du travail et de la parturition.** (*a*) Position du fœtus avant le travail. (*b*) Rupture du sac amniotique et début de la dilatation du col utérin. (*c*) Stade de l'expulsion au cours de la parturition. (*d*) Après naissance avec expulsion du placenta (« délivre » ou « arrière-faix »).

(Figure 29.18*d*). Le cordon ombilical est coupé et le nouveau-né est engagé à poursuivre son existence dans le monde extérieur. (Chez les mammifères autres que l'espèce humaine, la femelle mord le cordon pour le couper).




## Production du lait et lactation

La **lactation** (L. *lactare*, allaiter) inclut à la fois la sécrétion du lait (production) par les glandes mammaires et son éjection des seins. (Les glandes mammaires, caractéristique unique des mammifères, ont évolué à partir des glandes sudoripares de la peau). Durant la gestation les seins grossissent en réponse au niveau croissant de la prolactine. Avant la naissance, les sécrétions placentaires d'œstrogène et de progestérone inhibe la sécrétion du lait. Après l'expulsion du placenta, les concentrations de ces deux hormones chutent et les seins commencent à produire des quantités importantes de lait.

Les seins de la mère ne délivrent pas de lait jusqu'à un à trois jours après la naissance. Pendant ces premiers jours, l'enfant qui allaite reçoit du **colostrum**, un liquide riche en protéines. Il contient des quantités importantes d'anticorps maternels qui aident à renforcer le système immunitaire de l'enfant. Il fonctionne aussi comme un laxatif, éliminant les déchets fœtaux, le **méconium**, retenus dans les intestins. Après environ trois jours, la prolactine stimule la production de lait. Le nouveau-né qui allaite stimule la sécrétion d'ocytocine en plus de la prolactine par l'hypophyse. L'ocytocine déclenche la libération du lait par les glandes mammaires.

## Synthèse de la section 29.7

Le stade le plus critique du développement se déroule pendant le premier trimestre de la gestation. L'organogenèse débute à la quatrième semaine. Durant les six mois suivants, croissance et maturation prennent place. Le placenta fonctionne comme organe d'échange de nutriments et de gaz et comme un organe producteur d'hormones.

***En l'absence de gestation quels seraient les effets de hauts niveaux d'œstrogène et de progestérone chez la femme ?***

## Résumé

**29.1 Reproduction asexuée chez les invertébrés**

Le processus de reproduction asexuée n'implique pas la production, ni en conséquence la fusion de cellules haploïdes, mais repose simplement sur une croissance végétative par division mitotique.

Les formes de reproduction asexuée des invertébrés sont la fission binaire, le bourgeonnement (à la fois externe et interne) et la fragmentation. La parthénogenèse intervient également chez quelques invertébrés.

**29.2 Reproduction sexuée chez les invertébrés**

La reproduction sexuée implique la formation de cellules haploïdes (gamètes) au cours de la méiose, puis la fusion de deux de ces cellules pour former un zygote diploïde.

Les stratégies de reproduction sexuée et les structures mises en jeu chez les invertébrés sont nombreuses et variées.

**29.3 Reproduction sexuée chez les vertébrés**

La plupart des femelles de mammifères ont un cycle oestrien. Une stratégie reproductrice partagée par les reptiles, les oiseaux et les mammifères est la production d'œufs résistants à la dessiccation, car protégés par une coquille.

**29.4 Exemples de reproduction parmi les différentes classes de vertébrés**

La reproduction sexuée a évolué en premier chez les organismes aquatiques. Le passage à la vie sur terre a dû faire face au problème de la dessiccation des gamètes et des embryons. Les cinq groupes principaux de vertébrés se sont adaptés au milieu dans lequel ils se reproduisent.

**29.5 Le système reproducteur de l'être humain mâle est typique des mammifères mâles**

La fonction reproductrice de l'homme est de produire du sperme et de l'introduire dans le vagin de la femme. Cette fonction met en jeu différentes structures. Les testicules produisent les spermatozoïdes et l'hormone sexuelle mâle, la testostérone. Des glandes accessoires produisent un liquide qui transporte les spermatozoïdes jusqu'au pénis. L'ensemble formé par les spermatozoïdes et les sécrétions constitue la semence. Des conduits accessoires stockent et acheminent les sécrétions des testicules et des glandes accessoires vers le pénis. Le pénis dépose la semence dans le vagin durant le rapport sexuel.

La maturité sexuelle de l'homme progresse sous l'influence d'hormones régulatrices spéciales (FSH, GnRH, inhibine, testostérone).

**29.6 Le système reproducteur de l'être humain femelle est typique des mammifères femelles**

La fonction reproductrice des femmes est plus complexe que celle de l'homme. Non seulement les femmes produisent les gamètes (œufs vierges, ovules), mais après la fécondation, elles nourrissent, transportent et protègent l'embryon, puis le fœtus en cours de développement. Elles peuvent également nourrir l'enfant pendant un certain temps après la naissance. Le système reproducteur comprend deux ovaires, deux tubes utérins, le vagin et les génitalia externes. Les glandes mammaires contenues dans les seins produisent le lait pour le nouveau-né.

La femme n'est fertile que pendant quelques jours par mois et le profil des sécrétions hormonales est étroitement en relation avec la libération cyclique de l'ovocyte secondaire par l'ovaire. Des hormones variées régulent les cycles menstruels et oestriens.

**29.7 Développement prénatal et naissance chez un humain**

La gestation met en jeu une nouvelle série d'évènements physiologiques dans le but de fournir à l'embryon, asile, protection et nourriture. Le développement de l'être humain peut être divisé en périodes pré- et postnatales. La gestation est arbitrairement divisée en trimestres. Le placenta est l'organe qui subvient aux besoins de l'embryon et du fœtus durant la gestation. Le processus de la naissance est appelé parturition et intervient environ 266 jours après la fécondation.

La lactation inclut à la fois la sécrétion de lait (production) par les glandes mammaires et l'éjection du lait par les seins.

## Questions de révision sur les concepts

1. Le cnidaire *Hydra*, se reproduit
   a. uniquement par voie sexuée.
   b. par voie asexuée.
   c. par bourgeonnement.
   d. par fragmentation.
   e. à la fois par b et c.
2. La reproduction asexuée est commune chez
   a. les protozoaires.
   b. les éponges.
   c. les méduses.
   d. les vers plats.
   e. tout ce qui précède (a-d).
3. La ponte diffusion ou émission diffusion est un exemple de fécondation interne.
   a. Vrai
   b. Faux
4. Dans la protandrie, l'animal est mâle pendant la première période de sa vie et femelle plus tard.
   a. Vrai
   b. Faux
5. Les trois annexes embryonnaires de base qui caractérisent l'embryon de mammifère sont aussi trouvées chez les
   a. poissons.
   b. amphibiens.
   c. reptiles.
   d. oiseaux.
   e. à la fois c et d sont correctes

6. Laquelle des structures suivantes est le site de la spermatogenèse?
   a. Prostate
   b. Glande bulbo-urétrale
   c. Urètre
   d. Tubule séminifère
   e. A la fois a et b
7. FSH et LH sont produites par
   a. les ovaires.
   b. les testicules.
   c. la glande pituitaire antérieure.
   d. Les glandes adrénales.

## Questions d'analyse et d'application

1. La fertilité d'une femme est-elle affectée par la longueur d'un cycle menstruel donné ou les cycles sont-ils réguliers ou irréguliers ? Expliquez.
2. En tenant compte d'une variété d'animaux, quels sont les avantages de restreindre la reproduction à une période de temps limitée ? Pourquoi de si nombreux animaux ont une saison de reproduction étroitement définie durant l'année ?
3. Dans la plupart des espèces sexuées, les mâles produisent beaucoup plus de gamètes que les femelles. Pourquoi, puisque, dans la plupart des cas, un seul gamète mâle peut féconder un gamète femelle ?
4. Pourquoi les glandes accessoires du mâle sont-elles si importantes dans la reproduction ?
5. Pourquoi une femme ne menstrue-t-elle pas quand elle est enceinte ?

# GLOSSAIRE

## A

**abdomen** 1. La portion du corps d'un tétrapode située entre le thorax et la ceinture pelvienne. 2. La région du corps d'un arthropode située après le thorax. Il contient les viscères.

**aboral** L'extrémité d'un animal à symétrie radiaire opposée à la bouche.

**acanthella** Stade larvaire d'un acanthocéphale situé entre l'acanthor et le cystacanthe et dans lequel les systèmes organiques définitifs sont différenciés. Se développe dans l'hôte intermédiaire.

**Acanthocéphale** Le phylum des aschelminthes communément appelés les vers à tête épineuse.

**acanthor** Premier stade larvaire des acanthocéphales qui éclôt de l'œuf. Il possède un rostellum porteur de crochets pour pénétrer dans les tissus de l'hôte.

**accommodation** La mise au point de l'œil pour voir les objets rapprochés.

**acétabulum** Ventouse. La ventouse ventrale d'une douve. Une ventouse sur le scolex d'un ténia.

**Acetospora** Le phylum des protozoaires dont les membres ont des spores multicellulaires. Tous parasites d'invertébrés. Exemples : acétosporiens (*Paramyxa*, *Halosporidium*).

**acétylcholine** Neurotransmetteur libéré par certains neurones. Il est excitateur dans la synapse neuromusculaire mais inhibiteur dans d'autres.

**acide** Substance qui s'ionise dans l'eau et fournit des ions hydrogène ($H^+$).

**Acide désoxyribonucléique (ADN)** Un polymère de désoxyribonucléotides sous la forme d'une double hélice. L'ADN est la molécule génétique de la vie car il code la séquence d'acides aminés des protéines. Les monomères nucléotidiques sont formés d'un sucre, le désoxyribose, d'une base azotée, adénine (A), cytosine (C), guanine (G) ou thymine (T) et d'un groupement phosphate. *Voir aussi* **gène**.

**acide nucléique** Un polymère de nucléotides. ADN et ARN sont les deux acides nucléiques.

**acide ribonucléique (ARN)** Un polymère à une chaîne de ribonucléotides. L'ARN résulte de la transcription de l'ADN dans le noyau et transporte une information codée pour les protéines aux ribosomes qui en assurent la synthèse.

**acoelomate** Sans cavité corporelle.

**acrosome** La coiffe remplie d'enzyme sur la tête d'un spermatozoïde. Intervient dans la pénétration de l'œuf lors de la fécondation.

**actine** Une protéine de la fibre musculaire qui, avec la myosine, est responsable de la contraction et de la relaxation.

**Actinoptérygiens** La classe des poissons osseux caractérisés par des nageoires paires supportées par des rayons dermiques, à base non particulièrement musculeuse, à nageoire caudale à lobes supérieur et inférieur équivalents, à sacs pneumatiques utilisés comme vessies natatoires et à sacs olfactifs aveugles. Les poissons à nageoires rayonnées.

**adaptation** Structures ou processus qui augmentent le potentiel reproducteur d'un organisme dans un environnement spécifique.

**Adénophores** Classe des nématodes initialement appelés Aphasmides. Exemples : *Trichinella*, *Trichuris*.

**adénosine diphosphate (ADP)** Un nucléotide composé d'un sucre pentose, le D-ribose, d'adénine (une base azotée) et de deux phosphates. Est formé par hydrolyse de l'ATP.

**adénosine monophosphate (AMP)** Molécule obtenue par perte du phosphate terminal d'une molécule d'ADP.

**adénosine triphosphate (ATP)** Molécule qui stocke et libère de l'énergie utilisée dans les processus cellulaires. Un nucléotide composé d'adénine, de ribose et de trois phosphates.

**aérobie (ique)** Oxygène présent. Une forme de respiration dépendante de l'oxygène.

**agent autocrine** Cas d'une auto-stimulation d'une cellule par production simultanée d'un facteur spécifique et de son récepteur.

**agent paracrine** Fait référence à un type de communication intercellulaire médié par un messager à court rayon d'action, restreint à l'environnement local.

**Agnathes** Un groupe paraphylétique de vertébrés dont les membres sont dépourvus de mâchoires et d'appendices pairs, qui possèdent un squelette cartilagineux et une notochorde persistante. Lamproies et myxines (les myxines ne sont pas des vertébrés mais sont des crâniates, N.d.T).

**ajustement induit** L'ajustement précis entre l'enzyme et son substrat.

**algues coralliennes** Toute algue rouge imprégnée de carbonate de calcium. Les algues coralliennes participent à la formation des récifs coralliens.

**allantoïde** Une des membranes (annexes) extra-embryonnaires d'un embryon d'amniote. C'est une excroissance ventrale du tube digestif, qui s'agrandit au cours du développement et intervient dans le stockage des déchets (acide urique) et les échanges gazeux.

**allèles** Formes alternatives d'un gène qui occupent donc le même locus sur un chromosome. Par exemple, chez l'homme, les trois allèles ($I^A$, $I^B$ et $i$) qui codent pour les groupes sanguins A,B et O.

**allèles multiples** La présence de plus de deux allèles dans la population.

**altricial** Un animal qui est abandonné à l'éclosion ou à la naissance.

**altruisme** Le principe ou la pratique de la générosité ou du dévouement pour le bien-être des autres.

**alula** Un groupe de plumes sur l'aile d'un oiseau qui est supporté par les os du doigt médian. L'alula réduit la turbulence de l'air sur la surface supérieure de l'aile.

**alvéole** L'unité structuro-fonctionnelle du poumon, en forme de sac et remplie d'air.

**amétabole** Développement post-embryonnaire sans métamorphose. Les stades immatures ressemblent aux adultes. Le nombre de mues est variable et le processus se poursuit une fois le stade adulte atteint.

**amino-acide (acide aminé)** Petite molécule organique qui contient un groupement amine ($-NH_2$) et un groupement carboxylique ($-COOH$). C'est le monomère ou unité structurale des protéines.

**ammoniotélie (excrétion ammoniotélique)** Mode d'excrétion dans lequel l'ammoniac est le produit d'excrétion

majeur du métabolisme azoté. Caractérise les poissons d'eau douce.

**amnios** Une des annexes ou membranes extra-embryonnaires des embryons de reptiles, d'oiseaux et de mammifères. Elle enferme l'embryon dans un sac rempli de liquide.

**Amniotes** Lignage monophylétique qui inclut les animaux appartenant aux classes traditionnelles désignées par les termes Reptilia (les reptiles), Aves (les oiseaux) et Mammalia (les mammifères). Ce lignage est caractérisé par la présence d'œufs amniotiques.

**Amphibien** La classe de vertébrés dont les membres sont caractérisés par une peau très fine qui sécrète du mucus et joue le rôle d'organe respiratoire. Les stades du développement sont aquatiques, habituellement suivis d'une métamorphose en amphibien juvénile puis adulte. Grenouilles, crapauds et salamandres.

**amphide** Un des deux organes chimiosensibles localisés à l'extrémité antérieure de certains nématodes.

**amplexus** La position du mâle d'amphibien sur la femelle avec les membres antérieurs qui enserrent le thorax. Durant l'amplexus le mâle évacue le sperme et la femelle rejette simultanément les œufs.

**anabolisme** Tout processus métabolique de synthèse par lequel les organismes convertissent les substances en d'autres composants de leur architecture chimique. Ensemble des réactions biosynthétiques d'une cellule au cours desquelles des molécules de grande taille (polymères) sont fabriquées à partir de molécules de petite taille (monomères).

**anaérobie (anérobique)** La phase de la respiration cellulaire qui se déroule en l'absence d'oxygène. Manque d'oxygène.

**analogue** Qualifie des structures qui ont des fonctions similaires dans deux organismes mais qui n'ont pas évolué à partir d'une forme ancestrale commune. Les structures analogues résultent souvent d'une évolution convergente.

**anaphase** Le stade de la mitose et de la méiose, qui suit la métaphase, au cours duquel les centromères se divisent et les chromatides se séparent, migrent vers les deux pôles du fuseau et forment les chromosomes frères.

**anatomie** L'étude de la structure d'un organisme et de ses parties.

**anatomie comparée** L'étude de la structure animale dans le but de déduire les voies évolutives suivies par des groupes particuliers d'animaux.

**androgène** Toute substance qui contribue à la masculinisation, comme l'hormone testostérone.

**aneuploïdie** Addition ou délétion d'un ou plusieurs chromosomes. Peut être représentée par $2N + 1$ ou $2N - 1$, etc.

**Animalia** Le règne des organismes dont les membres sont multicellulaires, eucaryotes et hétérotrophes. Les animaux.

**Annélides** Le phylum des animaux triblastiques, coelomates dont les membres sont métamérisés (segmentés) et ont la forme de vers. Les annélides ont un tractus digestif complet (avec bouche et anus) et une chaîne nerveuse ventrale.

**anneaux** Divisions secondaires de chaque segment du corps d'une sangsue (phylum des Annélides, sous-classe des Hirudinés).

**antérieur** L'extrémité céphalique. Habituellement, l'extrémité d'un animal bilatéral qui rencontre le milieu en premier.

**Anthozoaires** La classe des cnidaires dont les membres sont des polypes solitaires ou coloniaux. Les formes méduses sont absentes. Les gamètes se différencient à partir du gastroderme. Des mésentères divisent la cavité gastrovasculaire. Anémones de mer et coraux.

**anthropomorphisme** L'attribution de caractères humains à des êtres non humains et des objets.

**anticodon** Une séquence de trois bases (nucléotides) sur l'ARN de transfert qui s'hybride avec les codons de l'ARN messager pour positionner les acides aminés lors de la synthèse des protéines.

**antiparallèle** Fait référence aux brins de l'ADN orientés dans des directions opposées.

**antiport** Transporteur protéique d'une membrane cellulaire qui transporte deux molécules ou ions dans des directions opposées à travers la membrane. Connu aussi comme *contre-transport*.

**Apicomplexés** Le phylum des protozoaires dont les membres ont un complexe apical pour pénétrer dans les cellules hôtes. Cils et flagelles sont absents, sauf sur certains stades de la reproduction. Les exemples sont les grégarines (*Monocystis*), les coccidies (*Eimeria*, *Isospora*, *Sarcocystisn Toxoplasma*), *Pneumocystis* et *Plasmodium*.

**Aplacophores** La classe des mollusques dont les membres n'ont pas de coquille, de manteau et de pied. Animaux fouisseurs, ayant le forme de vers et à tête peu individualisée. Certains zoologistes divisent le groupe en deux classes : Caudofovéates et Solénogastres.

**appareil de Golgi** Le compartiment cytoplasmique limité par une membrane dans lequel les protéines et les lipides fabriqués dans le réticulum endoplasmique sont modifiés et stockés.

**appareil mitotique** L'ensemble formé par les asters, le fuseau, les centrioles et les microtubules kinétochoriens d'une cellule en division.

**appendice** Référence à l'appendice vermiforme du colon.

**appendices biramés** Appendices pourvus de deux processus distaux qu'une pièce basale unique relie au corps.

**Appendiculaires** La classe d'Urochordés planctoniques, dont les adultes conservent la chorde et la queue et ont le corps recouvert d'une substance gélatineuse.

**apprentissage** Changements dans le comportement d'un individu par l'expérience.

**apprentissage d'aperçu** Utilisation de connaissances ou de processus mentaux pour associer des expériences et résoudre des problèmes.

**apprentissage latent** Apprentissage exploratoire. Intervient quand un animal fait des associations sans renforcement immédiat ou récompense.

**aquaporine** Canal membranaire qui permet à l'eau de traverser la membrane plus facilement que par simple diffusion.

**Arachnides** La classe des arthropodes chélicérates dont la plupart des membres sont terrestres, possèdent des poumons « en livres » ou des trachées, et dont les adultes ont généralement quatre paires de pattes locomotrices. Araignées, scorpions, tiques, mites et opilions.

**arachnoïde** La méninge médiane, en forme de réseau qui entoure le système nerveux central.

**arbres phylogénétiques** Diagrammes ramifiés (à branches) qui représentent les lignées de descendants dans un groupe taxonomique.

**arbre respiratoire** Une paire de tubules rattachée au rectum du concombre de mer, qui se ramifie dans toute la cavité du corps et intervient dans les échanges de gaz . (Poumon d'eau N.d.T).

**arcs viscéraux** *Voir* **arcs branchiaux.**[2]

**Archés** Un domaine du vivant représenté par des microbes procaryotes qui vivent dans des milieux extrêmes anaérobies. Probablement les formes de vie les plus primitives connues.

**archentéron** Le tube digestif embryonnaire qui se forme au cours de la gastrulation.

**arcs branchiaux** Supports osseux ou cartilagineux des branchies de certains vertébrés. Appelés aussi *arcs viscéraux*.

**ARN messager (ARN m)** Une chaîne polyribonucléotidique simple. Synthétisé dans le noyau à partir d'une matrice d'ADN, il transmet l'information codée aux ribosomes où elle est traduite en protéine.

**ARN ribosomal (ARNr)** Un type d'acide ribonucléique qui entre dans la composition des ribosomes.

**ARN de transfert (ARNt)** Une chaîne polyribonucléotidique repliée qui transporte un acide aminé au ribosome et le positionne dans le polypeptide en cours de synthèse en se liant par son anticodon au codon de l'ARN messager.

**arrière-faix (« délivre »)** Placenta et membranes fœtales éliminées de l'utérus lors de la naissance d'un mammifère.

**artériole** Une ramification artérielle de petit diamètre en position proximale par rapport au capillaire.

**artère** Un vaisseau qui transporte le sang du cœur vers les organes (conduction centrifuge).

**Arthropodes** Le phylum des animaux dont les membres ont une métamérie avec tagmatisation, un exosquelette articulé et un système nerveux ventral. Représenté par les insectes, les crustacés, les araignées et les animaux apparentés.

**Aschelminthes** Les phyla d'aschelminthes sont maintenant divisés en deux groupes : ceux qui ne muent pas (Lophotrochozoaires) avec les phyla des Rotifères et des Acanthocéphales et ceux qui muent (Ecdysozoaires) avec les phyla des Nématodes, des Kinorhynques, des Loricifères et des Priapulides. Le caractère majeur qui les unifie est un pseudocoelome.

**Ascidiacés** Une classe d'urochordés dont les membres sont sessiles à l'état adulte, solitaires ou coloniaux.

**ascon** La plus simple des trois formes du corps des éponges. Les éponges type ascon sont en forme de vase et les choanocytes bordent directement le spongocoele.

**aster** La structure en forme d'étoile dans une cellule en cours de mitose de prophase mitotique. Composée de microtubules rayonnant autour du centrosome. Apparaît aussi aux pôles du fuseau mitotique.

**Astérides** La classe des échinodermes dont les membres ont cinq bras non nettement individualisés du disque central, des sillons ambulacraires avec pieds tubulaires pourvus de ventouse de succion. Etoiles de mer.

**asymétrie** Dépourvu d'arrangement similaire des parties de chaque côté d'un point ou d'un axe.

**atome** La plus petite particule d'un élément qui a les mêmes propriétés. L'unité de base d'un élément qui peut entrer dans les liaisons chimiques. La plus petite unité de matière sous forme particulaire.

**ATP** *Voir* **adénosine triphosphate.**

**auricule** Portion de l'oreille externe. Désigne également l'atrium du cœur. Dans la classe des Turbellariés , lobes sensoriels qui se projettent de chaque côté de la tête.

**autosome** Chromosome autre que les chromosomes sexuels.

**autotomie** Auto-amputation d'un appendice. Par exemple la section et la perte de la portion de queue d'un lézard attrapée par un prédateur. L'appendice autotomisé régénère habituellement la partie manquante.

**autotrophe** Un organisme qui utilise le dioxyde de carbone comme seule ou principale source de carbone et fabrique ses nutriments organiques à partir de substances minérales.

**autotrophique** Avoir la capacité de synthétiser de la nourriture à partir de composés minéraux.

**Aves** Une classe de vertébrés dont les membres sont caractérisés par la présence de plumes pour le vol, l'endothermie et des œufs amniotiques. Les oiseaux.

**axone** Une fibre qui conduit l'impulsion nerveuse à partir du corps cellulaire d'un neurone. Les potentiels d'action se déplacent rapidement, sans altération, le long de l'axone. Arrivés à l'extrémité terminale de l'axone, ils provoquent la libération de molécules de neurotransmetteur qui influencent la cellule adjacente.

**axonème** Axe d'un cil ou d'un flagelle constitué de microtubules regroupés en une paire centrale entourée de neuf autres paires (doublets). Est aussi appelé *filament axial*.

**axopode** Pseudopode fin, en forme d'aiguille, qui contient un faisceau central de microtubules. Trouvé chez certains protozoaires sarcodines.

# B

**barorécepteur** Une terminaison sensorielle spécialisée qui est stimulée par des changements de pression.

**base** Une substance qui s'ionise dans l'eau en fournissant des ions hydroxyle (OH–) ou d'autres ions qui se combinent aux ions hydrogène.

**basophile** Cellule sanguine blanche (globule blanc ou leucocyte) caractérisée par la présence de granules cytoplasmiques colorés en bleu-pourpre par un colorant basophile.

**bâtonnet (cellule en bâtonnet)** Un type de cellule photoréceptrice qui est sensible aux faibles intensités lumineuses.

**battement gulaire** Le type de respiration de certains oiseaux. Mouvement rapide de la région de la gorge qui entraîne une perte d'eau par évaporation.

**Bdelloïde** Une classe de rotifères dans laquelle les mâles sont inconnus. L'extrémité antérieure est rétractile et porte deux disques. Mastax adapté au broyage. Ovaires pairs. Corps cylindrique. Exemple : *Rotaria*.

**bile** Fluide sécrété par la vésicule biliaire, évacuée dans le petit intestin via un canal biliaire. Emulsifie les graisses.

**biochimie** La chimie des organismes vivants et des processus vitaux. Connue également comme *chimie physiologique ou biologique*. L'étude des bases moléculaires de la vie.

**biodiversité** La variété des organismes dans un écosystème.

**biogéographie** L'étude de la répartition de la vie sur terre. Les biogéographes tentent d'expliquer l'impact des facteurs sur les espèces végétales et animales qui vivent sur la terre.

**bioamplification** La concentration des substances dans les tissus animaux au cours de leur transfert dans les réseaux alimentaires d'un écosystème.

**biologie moléculaire** L'étude de la structure et de la fonction biochimique des organismes.

**biomasse** La masse totale de tous les organismes d'un écosystème.

**biosonar** *Voir* **sonar.**

**Bivalves** La classe de mollusques dont les membres sont enfermés dans une coquille à deux valves reliées dorsalement, n'ont pas de radula et possèdent un pied en forme de coin. Clams, moules, huîtres.

**blastocoele** La cavité remplie de liquide d'une blastula.

**blastocyste** Un stade précoce du développement embryonnaire des mammifères se présentant comme une sphère cellulaire creuse. Le résultat du clivage de l'œuf.

**blastoderme** Un petit disque de cellules au pôle animal d'un embryon de reptile ou d'oiseau qui résulte du clivage de l'œuf.

**blastomères** Cellules issues du clivage du zygote.

**blastopore** Le site d'invagination au niveau duquel les cellules en surface passent à l'intérieur de l'embryon en cours de gastrulation.

**blastula** Un stade embryonnaire précoce. Se présente comme une sphère de cellules qui enferme une cavité remplie de liquide (blastocoele).

**bouchon vitellin** Les grands blastomères riches en vitellus situés sous l'ectoderme et qui font saillie dans la région blastoporale d'une gastrula d'amphibien.

**bouclier gastrique** Une plaque chitineuse dans l'estomac d'un bivalve (phylum des Mollusques) sur laquelle s'appuie le stylet cristallin en cours de rotation.

**bourgeons du goût** Les organes récepteurs de la langue qui, après stimulation, donnent la sensation du goût).

**branchie** Un organe de la respiration aquatique qui assure donc la capture de l'oxygène et l'élimination du dioxyde de carbone. Présent chez les poissons, les mollusques et de nombreux arthropodes.

**branchies dermiques** De fins replis de la paroi du corps d'une étoile de mer qui s'étendent entre les ossicules et interviennent dans les échanges de gaz ou d'autres substances.

**branchie « en livre »** Modifications de l'exosquelette d'une limule en une série d'expansions foliacées superposées comme les feuillets d'un livre formant une surface pour les échanges de gaz entre l'arthropode et l'eau (phylum des Athropodes, classe des Mérostomes).

**Brachiopodes** Un phylum d'animaux marins dont les membres possèdent une coquille bivalve calcaire et / ou chitineuse sécrétée par un manteau et qui enveloppe pratiquement tout le corps. Contrairement aux mollusques les valves sont dorsale et ventrale. Ont un lophophore. Coquilles de lampe.

**branche** Une relation évolutive entre des molécules, des individus, des populations ou des espèces dans un arbre phylogénétique. Plus longue est la branche, plus grande est la variation et plus distantes sont les relations entre les éléments considérés.

**bourgeonnement** Le processus asexué de formation de nouveaux individus chez beaucoup d'invertébrés. La « progéniture » se présente comme des excroissances du parent et de plus petite taille que lui. Si les nouveaux individus ne se séparent pas du parent, leur ensemble forme une colonie.

**bouton terminal** Petit renflement à l'extrémité distale des ramifications d'un axone.

**branchiospines** Processus s'étendant à partir des arcs branchiaux de certains poissons qui piègent la nourriture et protègent les filaments branchiaux de dommages mécaniques.

**budget énergétique** Un bilan de la façon dont les organismes d'un écosystème procèdent et perdent de l'énergie du soleil.

**bulbes de Krause** Un récepteur sensoriel de la peau qui serait sensible à la pression exercée par le toucher. Aussi appelé *corpuscule bulbeux*.

**bourse** Un sac membraneux qui s'invagine à partir de la face orale des échinodermes ophiurides. Assure la diffusion des gaz et des déchets.

**bourse de Fabricius** Organe lymphoïde des oiseaux qui se présente comme une évagination du tube digestif près du cloaque . Il est responsable de la maturation des lymphocytes B.

# C

**calcaires** La classe des éponges dont les membres sont petits et possèdent des spicules de carbonate de calcium monaxoniques, triaxoniques ou tétraxoniques.

**calcitonine** Une hormone thyroïdienne qui diminue les taux de calcium et de phosphate dans le sang. Aussi appelée *thyrocalcitonine*.

**calice** 1. Le corps central en forme de coupe d'un endoprocte. Le corps et les tentacules d'un endoprocte. 2. Un ensemble d'ossicules en forme de coupe qui supporte la couronne d'un lys de mer ou d'une étoile de plumes (classe des Crinoïdes, phylum des Echinodermes).

**calorie** Une unité de mesure de l'énergie calorifique et de la valeur énergétique des aliments. La quantité de chaleur requise pour élever de 1 °C la température de 1 g d'eau.

**camouflage** Motifs de coloration d'un animal qui l'aident à se cacher des autres animaux.

**capacité de support** La taille maximale d'une population que le milieu peut supporter.

**capillaire** Un vaisseau sanguin de petit diamètre qui fait le lien entre une artériole et une veinule. L'unité fonctionnelle du système circulatoire. Le site d'échange entre le sang et les cellules.

**caractère** Tout attribut d'un animal qui a une base génétique et qui peut être mesuré. Utilisé par les systématiciens dans l'établissement des relations entre les groupes animaux.

**caractères ancestraux** Attributs des espèces qui sont anciennes et qui dérivent d'un ancêtre commun.

**caractère dérivé** Caractère nouveau apparu après la divergence entre l'ancêtre commun et le groupe extérieur. *Voir aussi* **synapomorphies.**

**carapace** La « coquille » d'une tortue. Sa partie dorsale (ou « dossière » 'N.d.T) est formée par la fusion des vertèbres, des côtes et d'os dermiques.

**carbaminohémoglobine** Composé formé par la liaison du dioxyde de carbone à l'hémoglobine.

**carbohydrate** Un composé organique qui contient du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène. Les carbohydrates (glucides) comprennent les sucres simples monomériques (monosaccharides), les disaccharides et les polymères glucidiques (polysaccharides).

**carnivore** Un des animaux mangeurs de chair de l'ordre des Carnivores. Tout organisme qui se nourrit de chair (viande).

**carré de Punnett** Outil que les généticiens utilisent pour prédire les résultats d'un croisement génétique. Les différents types de gamètes que chaque parent produit sont placés sur chaque axe du carré. Les combinaisons à l'intérieur du carré donnent les résultats des fécondations réalisées au hasard. Echiquier de croisement.

**cartilage** Type de tissu conjonctif dont les cellules sont dans des lacunes séparées par une matrice semi-solide. Fournit un site d'ancrage pour les muscles, aide au mouvement des articulations et assure le soutien.

**cartilage hyalin** Le type de cartilage qui a une apparence vitreuse, transparente.

**caste** Une des catégories d'individus qui entre dans la composition des sociétés d'insectes (exemples : reines, faux-bourdons et ouvrières dans une société d'abeilles).

**catabolisme** Processus métabolique par lequel les molécules de grande taille sont cassées en molécules plus petites. Métabolisme catabolique. Les intermédiaires de ces réactions sont des catabolites.

**catalyse** Augmentation de la vitesse d'une réaction chimique ou processus facilité par la présence d'une substance qui reste intacte à l'issue de la réaction.

**catalyseur** Substance qui augmente la vitesse de la réaction mais qui n'est pas altérée par celle-ci. Les enzymes sont des catalyseurs protéiques.

**Caudofovéates** La classe des mollusques à corps vermiforme, sans coquille et pourvu de spicules calcaires. N'ont pas d'yeux, ni de tentacules, de statocystes, de stylet cristallin, de pied et de néphridie.

Fouisseurs des eaux marines profondes. *Chaetoderma*.

**cavité orale** La cavité de la bouche.

**caecum** 1. Chaque branche à extrémité aveugle du tractus digestif en forme de Y des trématodes (phylum des Plathelminthes). 2. Une région du tube digestif des vertébrés où se déroule la fermentation. Elle est localisée à l'extrémité proximale du gros intestin.

**cavité gastrovasculaire** La grande cavité centrale des cnidaires et des vers plats qui reçoit et digère la nourriture. Sert à la fois de bouche et d'anus.

**cavité palléale ou cavité du manteau** L'espace situé entre le manteau et la masse viscérale des mollusques.

**cellule B** Un type de lymphocyte dérivé de cellules souches de la moelle osseuse qui maturent en cellules immunocompétentes dans la bourse de Fabricius chez les oiseaux et dans la moelle osseuse chez les espèces non aviaires. Après interaction avec un antigène il se transforme en une cellule plasmatique, le plasmocyte, qui synthétise et sécrète des molécules d'anticorps impliquées dans l'immunité humorale. Aussi appelé *lymphocyte B*.

**cellule (globule) blanche du sang (leucocyte)** Un type de cellule sanguine impliqué dans les défenses du corps.

**cellule cible** La cellule sur laquelle agit une hormone spécifique.

**cellule de Schwann** *Voir* **neurolemmocyte.**

**cellule-flamme** Elément d'une structure creuse spécialisée dans l'excrétion ou l'osmorégulation .Cette structure (protonéphridie) consiste en une ou plusieurs cellules de ce type , pourvue(s) d'une touffe de flagelles (flamme) et localisée(s) à l'extrémité d'un tubule.

**cellules mésenchymateuses** Par exemple les cellules amoeboïdes du mésohyle d'une éponge. Elles sont impliquées dans la reproduction, la sécrétion d'éléments squelettiques, le transport de la nourriture ou son stockage et la formation d'anneaux contractiles autour des ouvertures de la paroi.

**cellule muqueuse** Une cellule glandulaire qui sécrète du mucus.

**cellules osseuses** Les cellules du tissu osseux. Tissu qui représente la forme dure, rigide, du tissu conjonctif constituant la majeure partie du squelette des vertébrés. Composé principalement de sels de calcium.

**cellule pariétale** Cellule d'une glande gastrique qui sécrète l'acide chlorhydrique et le facteur intrinsèque.

**cellule principale** Cellule d'une glande gastrique qui sécrète différentes enzymes digestives incluant le pepsinogène.

**cellule (-globule) rouge du sang (érythrocyte)** Cellule sanguine qui contient de l'hémoglobine et n'a pas de noyau chez les mammifères. Le noyau est perdu au cours de la différenciation. Les érythrocytes des autres vertébrés sont nucléés.

**cellule somatique** Cellule ordinaire du corps. Toute cellule autre qu'une cellule germinale ou son précurseur.

**cellule T** Un type de lymphocyte, dérivé des cellules souches de la moelle, qui mature et devient immunocompétent dans le thymus. Les cellules T sont impliquées dans diverses réactions immunitaires à médiation cellulaire.

**centre organisateur des microtubules (COMT)** Région de la cellule, comme le centrosome ou le corpuscule basal, à partir de laquelle les microtubules croissent.

**centriole** Organite cellulaire (constitué de microtubules) qui organise le fuseau mitotique durant la mitose. Une paire de centrioles est habituellement au cœur du centrosome, centre organisateur des microtubules des cellules animales.

**centromère** Constriction d'un chromosome mitotique qui maintient ensemble les chromatides sœurs. C'est aussi le site de l'ADN au niveau duquel se construit le kinétochore, structure qui capture certains microtubules de l'appareil mitotique.

**céphalique** En relation avec la tête de l'animal.

**céphalisation** Le développement de la tête avec la concentration du tissu nerveux dans un cerveau.

**Céphalocarides** Une classe de crustacés marins caractérisés par des appendices uniformes, foliacés et pourvus de trois rames.

**Céphalochordés** Le sous-phylum des chordés dont les membres ont un corps transparent comprimé latéralement. Ils ressemblent à des poissons et possèdent les quatre caractéristiques de tous les chordés. Amphioxus.

**Céphalopodes** La classe des mollusques dont les membres ont un pied modifié en un cercle de tentacules et un siphon. La coquille est présente, réduite ou absente ; la tête est dans le prolongement de la masse viscérale allongée. Pieuvres, calmars et seiches.

**céphalothorax** Le tagme formé par la fusion des régions céphalique et thoracique des crustacés et de certains arachnides.

**cercaire** Le juvénile d'un trématode digène produit par reproduction asexuée par le sporocyste ou la rédie. Les cercaires sont des formes libres nageuses pourvues d'un tube digestif, de ventouses et d'une queue. Elles se développent en métacercaires.

**cérébellum** Région du cerveau qui coordonne le mouvement des muscles squelettiques. Dérivé du métencéphale, il comprend deux hémisphères et un vermis central.

**cérébrum** La partie principale du cerveau, qui occupe la partie supérieure de la cavité crânienne. Ses deux hémisphères sont réunis, chez les mammifères, par le corps calleux. Il forme la partie la plus développée du système nerveux central des mammifères.

**cerveau antérieur (forebrain)** Dérivé des deux vésicules encéphaliques embryonnaires, le télencéphale et le diencéphale. Ces deux vésicules proviennent de la division du *prosencéphale*.

**cerveau moyen (midbrain)** La région du cerveau située entre le pont et le cerveau antérieur (diencéphale).

**cerveau postérieur (hindbrain)** Partie du cerveau qui comprend la moelle allongée, le cérébellum et le pont. Dérive du *rhombencéphale*.

**Cestodes** La classe des Plathelminthes dont les membres sont tous des parasites dépourvus de tube digestif. Ont des potentialités reproductives étendues. Ténias.

**chaîne alimentaire** Une succession linéaire d'organismes dans un écosystème le long de laquelle l'énergie est transférée des producteurs à différents niveaux de consommateurs.

**chètes.** *Voir* **soies.**

**Chaetognathes** Un phylum de deutérostomes planctoniques et marins dont le corps comprend une tête, un tronc et une queue. Leur nom –vers flèches – fait référence à la forme fuselée du corps et la rapidité fulgurante avec laquelle ils se déplacent.

**chaîne de transport d'électrons** Agencement organisé de transporteurs d'électrons et d'enzymes sur les crêtes mitochondriales qui assurent les réactions d'oxydo-réductions . De telles systèmes libèrent de l'énergie qui est utilisée dans la synthèse d'ATP et d'autres réactions.

**chélicères** Première paire d'appendices des arachnides. Peuvent avoir la forme de pinces ou être modifiés pour percer, aspirer ou assurer d'autres fonctions.

**Chélicérates** Le sous-phylum des arthropodes dont les membres ont un corps

divisé en prosoma et opisthosoma. La première paire d'appendices, les chélicères, sert à la capture de la nourriture. Araignées, scorpions, mites et tiques.

**chémorécepteur** Un récepteur qui est stimulé par certaines substances chimiques.

**chiasma** Une décussation ou un croisement en X. Les sites où deux chromatides homologues restent en contact durant la prophase et la métaphase de première division méiotique. Le chiasma révèle la présence d'échanges de segments entre chromatides homologues par crossing-over.

**chilopodes** La classe d'arthropodes uniramés dont les membres ont une paire de pattes par segment et dont le corps a une section transversale ovale. Centipèdes.

**chimioosmose** Le processus au cours duquel le transport d'électrons génère un gradient de protons et un gradient électrochimique qui entraîne la synthèse d'ATP par phosphorylation oxydative.

**chimie** La science qui traite des éléments, des relations atomiques de la matière et des différents composés. L'étude des propriétés des substances et la façon dont elles réagissent les unes avec les autres.

**chitine** Le polysaccharide de l'exosquelette des arthropodes.

**chlorocruorine** Le pigment respiratoire verdâtre renfermant du fer présent dans le plasma sanguin de certains polychètes marins.

**choanocytes** Cellules des éponges qui créent les courants d'eau et filtrent la nourriture.

**Chondrichthyens** La classe des vertébrés dont les membres ont l'aspect de poissons, possèdent des nageoires paires et un squelette cartilagineux mais n'ont pas de vessie natatoire. Raies et requins.

**chordomésoderme** Tissu localisé entre l'ectoderme et l'endoderme d'une gastrula d'amphibien et en relation avec la lèvre dorsale du blastopore. Evolue en notochorde.

**Chordés** Un phylum d'animaux caractérisés par la présence d'une notochorde, de fentes pharyngiennes, d'un tube nerveux dorsal et d'une queue postanale.

**chorion** La membrane (ou annexe) extra-embryonnaire la plus externe d'un embryon d'amniote. Devient richement vascularisée et participe aux échanges gazeux.

**chromatide** Une copie du chromosome eucaryote formée par la réplication de l'ADN.

**chromatide sœur** Une des deux unités longitudinales d'un chromosome dupliqué de cellule eucaryote. Les chromatides sœurs sont les copies d'une longue molécule d'ADN enroulée et des protéines associées. Sont liées au niveau du centromère.

**chromatine** Constituant chimique des chromosomes eucaryotes. Complexe fait d'ADN, d'histones et de protéines non histoniques.

**chromatophores** Cellules contenant un pigment qui, par contraction ou expansion, produit des changements temporaires de couleur.

**chromosome** Structure en forme de bâtonnet bien visible pendant la mitose. Est le support des gènes responsables de l'hérédité. Est formé d'une longue molécule d'ADN associée aux histones et porteuse d'une grande partie ou de la totalité de l'information génétique d'un organisme.

**chromosomes homologues** Chromosomes qui portent des gènes qui codent pour les mêmes caractères. Un des deux exemplaires d'un chromosome particulier dans une cellule diploïde, chaque exemplaire provenant d'un parent différent.

**chromosome sexuel** Un chromosome qui porte les gènes déterminant le sexe génétique d'un individu..

**chrysalide** La pupe d'un papillon dont l'étui est formé par l'exosquelette non éliminé du dernier stade larvaire.

**chylomicron** Une particule de la catégorie des lipoprotéines, responsable du transport du cholestérol et des triglycérides, du petit intestin aux tissus, après un repas.

**chyme** Masse semi-fluide composée d'aliments partiellement digérés et de suc gastrique qui passe de l'estomac au petit intestin.

**cils** Structures microscopiques, allongées, hérissant la membrane de certaines cellules eucaryotes. Les cils contiennent un faisceau central de microtubules et peuvent battre de façon répétée. Ils sont responsables du déplacement de nombreux organismes unicellulaires.

**Ciliés** Le phylum des protozoaires dont les membres portent des cils. Hétérotrophes avec un cytostome bien développé et des vacuoles digestives. Au moins un macronucléus et un micronucléus. Exemples : *Paramecium, stentor, vorticelle, Balantidium*.

**circoncision** Elimination d'une partie ou de la totalité du prépuce.

**circuit pulmonaire** Le système de vaisseaux sanguins, qui, du ventricule cardiaque droit, amène aux poumons le sang désoxygéné puis véhicule le sang oxygéné des poumons à l'oreillette gauche.

**circuit systémique** La portion du système circulatoire qui concerne le flux de sang partant du ventricule gauche du cœur, rayonnant dans l'ensemble du corps avec retour au cœur via l'oreillette droite.

**cirre** Tout appendice mince ou filamenteux, flexible, comme celui résultant de la fusion de cils que certains protozoaires ciliés péritriches utilisent pour leur locomotion. Le pénis éversible des plathelminthes. Une excroissance en forme de doigt de gant du parapode des annélides polychètes.

**Cirripèdes** La classe de crustacés dont les représentants sont sessiles et les adultes profondément modifiés. Sont enfermés dans des valves de carbonate de calcium. Balanes.

**clade** Groupe phylogénétique rassemblant les organismes qui partagent au moins une synapomorphie (caractère dérivé). Groupe monophylétique (N.d.T).

**cladistique** *Voir* **systématique phylogénétique.**

**cladogramme** Diagramme (arbre) représentant l'histoire évolutive des taxa. Etabli à partir de l'analyse cladistique.

**classe** Niveau de classification qui se situe entre le phylum et l'ordre.

**Clitellates** La classe des annélides caractérisés par l'absence de parapodes, des soies peu nombreuses ou absentes et un clitellum qui intervient dans la formation du cocon et la reproduction monoïque.

**clitellum** La région d'un annélide sécrétrice du mucus qui entoure les partenaires accouplés et qui forme le cocon dans lequel les œufs se développent.

**clivage** Les premières divisions mitotiques et cytoplasmiques d'un embryon.

**communauté climacique** Le stade final, relativement stable, d'une succession écologique.

**comportement animal** Activités des animaux manifestées pendant leur durée de vie.

**cloaque** Ouverture commune des systèmes excréteur, digestif et reproducteur.

**cnidie** Un organite caractéristique des cnidaires, impliqué dans la défense, la capture de la nourriture et la fixation.

**Cnidaires** Le phylum des animaux à symétrie radiale ou biradiale, à organisation diblastique et pourvus d'une cavité gastrovasculaire et de cnidocytes. Méduses, anémones de mer et leurs apparentés.

**cnidocytes** Les cellules des cnidaires, qui forment et déchargent les cnidies.

**cocon** L'enveloppe protectrice d'un stade au repos ou de développement. Fait parfois référence à la fois à l'enveloppe et au contenu.

**codominance** Un type d'interaction entre deux allèles dans laquelle ils s'expriment tous les deux dans le phénotype.
**codon** Une séquence de trois bases (nucléotides) de l'ARN messager qui spécifie la position d'un acide aminé dans la protéine.
**coelome** Une cavité corporelle remplie de liquide et bordée par le mésoderme.
**coenzyme** Une molécule organique non protéique, fréquemment un dérivé phosphorylé d'une vitamine hydrosoluble, qui se lie à une protéine (apoenzyme) pour former l'enzyme active –holoenzyme). Exemples : biotine, $NAD^+$ et coenzyme A.
**cœurs lymphatiques** Ils propulsent la lymphe chez beaucoup de poissons, chez tous les amphibiens et les reptiles, chez les embryons d'oiseaux et quelques oiseaux adultes.
**coévolution** L'évolution d'espèces écologiquement apparentées dans laquelle chaque espèce exerce une forte influence sélective sur l'autre.
**cofacteur** Un ion métallique ou un ion organique avec lequel l'enzyme doit se lier pour fonctionner. *Voir aussi* **coenzyme.**
**colloblastes** Cellules adhésives portées par les tentacules des cténophores et qui servent à la capture des proies.
**coloration aposématique** Couleurs très contrastées d'un animal pour avertir les autres animaux d'effets déplaisants ou dangereux.
**coloration cryptique** Un animal prenant les motifs de couleur de son environnement.
**colostrum** La première sécrétion des glandes mammaires après la naissance du mammifère.
**commensalisme** Vivre à l'intérieur ou sur un individu d'une autre espèce sans lui faire du tort. Le commensal en tire un bénéfice mais l'hôte n'est pas en danger.
**communication** L'action d'un organisme (ou une cellule) qui modifie le comportement d'un autre organisme (ou cellule) dans un but adaptatif. Le transfert d'une information d'un organisme à un autre.
**communauté** Les différents organismes qui vivent ensemble dans une aire donnée.
**communauté pionnière** La première communauté qui s'établit dans une zone.
**compétition intraspécifique** Compétition entre les membres d'une même espèce pour les ressources environnementales.
**complexe tête-pied (céphalo-pédieux)** La région du corps d'un mollusque qui comprend la tête et qui est responsable de la locomotion ainsi que de la rétraction de la masse viscérale dans la coquille.
**composante (division) entérique** La partie du système nerveux autonome qui contrôle le tractus digestif,le pancréas et la vésicule biliaire.
**composé** Une substance formée d'atomes de deux ou plus de deux types d'éléments, reliés par des liaisons chimiques et présente dans des proportions fixées.
**Concentricycloïdes** Le groupe d'échinodermes dont les membres sont caractérisés par la présence de deux anneaux aquifères qui encerclent le corps en forme de disque ; l'absence de tube digestif ; la présence de poches incubatrices internes. Initialement séparés dans une classe à part, ils sont maintenant considérés comme des astérides profondément modifiés. Marguerites de mer.
**concept biologique de l'espèce** Selon ce concept, une espèce est un groupe de populations dans lequel les gènes sont effectivement, ou potentiellement, échangés à travers la reproduction sexuée.
**concept d'espèce phylogénétique** Dans ce concept l'espèce est définie en terme de monophylie. L'espèce est un groupe de populations qui a évolué indépendamment des autres groupes. Une espèce partage une ou plusieurs synapomorphies (caractères dérivés).
**conditionnement classique** Un type d'apprentissage dans lequel le renforcement positif ou négatif influence les réponses ultérieures d'un animal à un stimulus.
**conditionnement expérimental** L'apprentissage par essai-erreur ou récompense-punition. Le renforcement de certains comportements chez les animaux conduit à un animal répétant le comportement.
**conduction** La transmission de l'énergie comme la chaleur, le son ou l'électricité. Le transfert direct de chaleur entre les molécules de l'environnement et celles qui sont à la surface du corps d'un animal.
**conduction saltatoire** Un type de propagation de l'impulsion nerveuse (potentiel d'action) qui semble sauter d'un nœud neurofibrillaire à un autre.
**cône (cellule en cône)** Un type de cellule photoréceptrice sensible à la couleur et concentré dans la rétine.
**conjugaison** Une forme d'union sexuelle des protozoaires ciliés au cours de laquelle les partenaires échangent leurs micronucléi haploïdes.
**conservation évolutive** La lenteur du changement d'une caractéristique chez un animal au fil du temps. La conservation évolutive indique que cette caractéristique est vitale pour l'accomplissement de certaines fonctions et que tout changement n'est pas toléré.
**consommateurs continus (permanents)** Généralement des animaux sessiles ou qui se déplacent lentement et qui se nourrissent tout le temps.
**consommateur discontinu** Un animal qui ne se nourrit pas tout le temps. Il fait, au contraire, des repas importants mais sporadiques et ne cherche donc pas continuellement ses proies. La plupart des carnivores sont des consommateurs discontinus.
**consommateur primaire** Un animal herbivore, qui se procure les molécules organiques en se nourrissant de plantes, organismes autotrophes producteurs, ou de leurs produits.
**consommateur secondaire** Un animal qui a pour proie un consommateur primaire.
**convection** Une forme de transmission sous-tendue par un mouvement. Le mouvement de l'air (ou d'un liquide) sur la surface du corps qui contribue à la perte de chaleur (si l'air est plus froid que le corps) ou à un gain de chaleur (dans le cas contraire).
**Copépodes** Une classe de crustacés caractérisés par des maxillipèdes modifiés pour la nutrition et des antennes très allongées qui servent à la nage. Les copépodes.
**coquille** L'enveloppe externe de carbonate de calcium des mollusques et d'autres animaux. Produite par les glandes coquillières.
**coracidium** Larve à épiderme cilié qui éclôt de l'œuf de certains cestodes. Une oncosphère ciliée qui mène une vie libre.
**cordon ombilical** Le tube qui relie le fœtus au placenta.
**cornes** Les excroissances paires sur la tête de certains animaux ongulés. L'excroissance médiane sur le front d'un rhinocéros.
**corona** Une couronne. Une structure qui encercle. Par exemple, l'organe cilié localisé à l'extrémité antérieure des rotifères et impliqué dans le déplacement ou la nutrition.
**corps cellulaire** Portion de cellule nerveuse (neurone) qui renferme le cytoplasme et le noyau et qui émet des prolongements (fibres nerveuses), dendrites et axone.
**corpuscule de Pacini** Récepteur sensoriel de la peau, des muscles, des articulations, de certains organes et des tendons impliqué dans la perception des vibrations et des pressions fortes. Appelé aussi *corpuscule lamellaire*.

**cortisol** Un glucocorticoïde sécrété par le cortex adrénal qui participe à la régulation du métabolisme en général et de la glycémie.

**contre-ombrage** Coloration contrastée qui aide à dissimuler l'animal (par exemple le dessus sombre et le dessous clair des embryons de grenouilles).

**corpuscule basal** Un centriole qui donne naissance au système microtubulaire d'un cil ou d'un flagelle et qui est situé juste sous la membrane plasmique. Sert de site de nucléation pour la croissance de l'axonème.

**couche de niveau d'énergie** La distribution des électrons autour du noyau d'un atome.

**couvée** Le nombre d'œufs déposés et de poussins produits par la femelle d'un oiseau.

**Crâniates** Un sous-phylum des chordés caractérisé par un crâne qui entoure le cerveau, les organes olfactifs, les oreilles et les yeux. Ils possèdent un tissu unique correspondant aux crêtes neurales. Myxines et vertébrés.

**crin de cheval (vers)** Animaux pseudocoelomates qui appartiennent au phylum des Nématomorphes. Egalement connus comme *vers Gordiens* (Gordius est le nom d'un ancien roi qui avait tressé un nœud inextricable).

**Crinoïdes** La classe des échinodermes dont les membres sont fixés par un pédoncule d'ossicules ou mènent une vie libre. Possèdent un disque central réduit. Lys de mer et étoiles de plumes (comatules).

**croisement dihybride (dihybridisme)** Accouplement entre individus hétérozygotes pour deux caractères. Les phénotypes, dans la génération issue de ce croisement, se répartissent généralement de la façon suivante : 9 dominant, dominant : 3 dominant, récessif : 3 récessif, dominant :1 récessif, récessif.

**croisement monohybride (monohybridisme)** Accouplement entre individus hétérozygotes pour un caractère. La répartition des phénotypes dans la génération produite (génération F2) est : 3 dominant : 1 récessif.

**croissance exponentielle** Croissance d'une population au cours de laquelle le nombre d'individus augmente d'un multiple constant à chaque génération.

**croissant gris** Une bande éclaircie apparente à la surface de l'œuf d'amphibien dans la région opposée au point de pénétration du spermatozoïde (marque la face dorsale N.d.T). Région où se déroulera la gastrulation.

**croissance logistique d'une population** Le profil de croissance d'une population quand la résistance du milieu limite la croissance exponentielle.

**crossing-over** L'échange de matériel entre deux chromosomes homologues, au cours de la première division méiotique, entraînant une nouvelle combinaison des gènes.

**Crustacés** Le sous-phylum des arthropodes mandibulates dont les membres ont deux paires d'antennes, une paire de mandibules, deux paires de maxilles et des appendices biramés. Crabes, écrevisses et homards.

**Cténophores** Le phylum des animaux qui ont une symétrie biradiale, une organisation diblastique , des colloblastes, et des rangées méridiennes de peignes. Méduses à peignes (ou ctènes).

**Cubozoaires** La classe de cnidaires dont les membres ont des méduses de forme cubique, de grande taille avec des tentacules pendant à chaque coin. Polype petit, gamètes qui sont produits par le gastroderme. *Chironex*.

**cuticule** Une couche organique, non cellulaire, protectrice, sécrétée par l'épithélium externe (hypoderme) de beaucoup d'invertébrés (arthropodes notamment). Faire la comparaison avec l'épiderme ou la peau des vertébrés composé, en partie, de cellules kératinisées mortes.

**cycles biogéochimiques** Le recyclage des éléments entre les réservoirs de composés inorganiques et la matière vivante dans un écosystème.

**cycle cellulaire** La séquence d'évènements (comprenant interphase et phase mitotique) au cours de laquelle une cellule eucaryote croît, prépare la division, duplique ses constituants et se divise pour les répartir dans les deux cellules-filles.

**cycle de l'acide citrique** Une suite de réactions chimiques qui se déroule dans la matrice des mitochondries et au cours de laquelle les molécules sont oxydées et l'énergie libérée. Cycle de Krebs. Cycle des acides tricarboxyliques (CAT).

**cycle hydrologique** Le cycle de l'eau entre les réservoirs des océans, des lacs, des eaux souterraines et l'atmosphère.

**cycle menstruel** La période, régulièrement répétée, de changements structuraux de l'endomètre qui culmine avec sa destruction et son élimination (menstruation, règles).

**cycle oestrien** Une série récurrente de changements dans la physiologie reproductrice des mammifères autres que les primates. Les femelles sont, physiologiquement et comportementalement, réceptives au mâle pendant un certain temps seulement dans le cycle.

**cycle ovarien** Le cycle de l'ovaire au cours duquel le follicule mature et l'ovulation se produit.

**Cycliophores** Un phylum d'animaux marins, acoelomates et à symétrie bilatérale. Ils vivent sur les pièces buccales des homards. Le corps comprend un entonnoir buccal, un tronc et un pédoncule qui se termine par un disque adhésif. Le siphon buccal renferme la bouche et est entouré d'un anneau de cils. C'est le phylum animal le plus récemment décrit.

**cystacanthe** Stade juvénile de l'acanthocéphale qui est infectieux pour l'hôte définitif.

**cysticercose** Pathologie humaine due au développement du cysticerque dans les tissus suite à l'infection par *Taenia solium*.

**cysticerque** Stade de développement à partir de l'oncosphère chez les eucestodes cyclophyllidés. Possède une queue, un scolex bien formé et une vésicule remplie de liquide avec un scolex invaginé. Cysticercoïde.

**cytokinèse** La division du cytoplasme d'une cellule en deux parties , distincte de la division du noyau (la mitose proprement dite).

**cytologie** L'étude de l'anatomie, de la physiologie, de la pathologie et de la chimie de la cellule.

**cytopharynx** Une région spécialisée pour l'endocytose chez certains protistes ciliés et flagellés. Un canal oral permanent.

**cytoplasme** Le contenu d'une cellule qui entoure le noyau. Est constitué d'un milieu semi-fluide et des organelles (organites).

**cytopyge** Site d'expulsion des déchets trouvé chez certains protozoaires.

**cytosquelette** Dans le cytoplasme des cellules eucaryotes, un réseau protéique composé de microtubules, de microfilaments et de filaments intermédiaires que les organites et autres structures utilisent pour leur ancrage, leur organisation et leurs déplacements.

**cytosol** Le compartiment semi-fluide du cytoplasme dans lequel baignent les organites limités par une membrane.

# D

**décomposeur** Principalement les bactéries et les champignons hétérotrophes qui obtiennent des nutriments organiques en dégradant les restes ou les produits d'autres composés organiques. Leurs activités permettent le recyclage des composés simples par les autotrophes.

**dégénérescence** Le code génétique est dit dégénéré car plus d'un codon de l'ADN (et de l'ARN messager) peut coder pour un acide aminé donné.

**dème** Une petite sous-population locale. Des sous-populations isolées peuvent être le siège de changements génétiques qui peuvent entraîner un changement évolutif.

**Démosponges** La classe des porifères dont les membres ont des spicules siliceux monaxoniques ou tétraxoniques ou de la spongine. Le corps est de type leucon et sa taille varie de quelques centimètres à 1 mètre de hauteur.

**dénaturation** Rupture des liaisons impliquées dans la conformation tridimensionnelle d'une protéine entraînant son dépliement partiel ou total et la perte de l'activité. Des changements du pH, des concentrations salines ou de la température peuvent déclencher la dénaturation.

**dendrite** Fibre nerveuse qui transmet les impulsions au corps cellulaire du neurone. Les dendrites constituent la surface réceptrice d'un neurone.

**denticule** Petite excroissance qui ressemble à une dent.

**dépolarisation** La perte de la charge électrique ou de la polarité de la surface d'une membrane.

**dépositivore** Le type de comportement alimentaire dans lequel l'animal extrait ses aliments du fond meuble de son habitat (vase ou sables) ou des sols terrestres. Les exemples sont les annélides polychètes, certains escargots, certains oursins et la plupart des vers de terre.

**dépôt acide** La combinaison de sulfures de dioxyde et d'oxydes d'azote avec l'eau dans l'atmosphère. Elle produit une précipitation acide appelée dépôt acide. La combustion des fuels domestiques est un facteur majeur de dépôt acide.

**dérive des continents** La cassure et le mouvement de masses de terre. La terre formait une masse unique il y a environ 250 millions d'années. Cette masse s'est fragmentée en continents qui se sont lentement déplacés pour occuper les positions actuelles.

**dérive génétique** Intervient quand des évènements de chance influencent la fréquence des gènes (changement évolutif). Appelé aussi *évolution neutre*.

**derme** La couche de la peau située sous l'épiderme, constituée de tissu conjonctif densément vascularisé.

**dette en oxygène** La quantité d'oxygène qui doit être fournie après un exercice physique pour convertir l'acide lactique (lactate) accumulé en glucose.

**deutérostomes** Animaux chez qui l'anus se forme à partir du blastopore ou de la région voisine. Souvent caractérisés par un coelome mis en place par entérocoelie, un clivage radiaire de l'œuf et la présence d'un stade larvaire ressemblant à une dipleurula.

**Deutérostomiens** Un sous-règne dans la classification animale qui regroupe tous les bilatériens présentant les caractéristiques énoncées précédemment. Il comprend les Echinodermes, les Hémichordés et les Chordés.

**diabète** Condition caractérisée par une glycémie élevée, l'apparition de glucose dans les urines (glycosurie) et ayant pour origine un déficit en insuline ou l'incapacité des cellules à répondre à cette hormone. Diabète sucré.

**diapause embryonnaire** L'arrêt du développement précoce pour que l'éclosion ou la naissance se déroule au moment où les conditions environnementales sont les plus favorables pour la survie des jeunes.

**diaphragme** Le muscle respiratoire en forme de dôme qui sépare les compartiments thoracique et abdominal du corps des mammifères.

**diastole** Phase du cycle cardiaque durant laquelle la paroi d'une chambre du cœur se relâche. *Voir aussi* **pression diastolique.**

**différenciation** Le développement des structures embryonnaires depuis une forme non définie jusqu'à la forme définitive mise en place chez l'adulte.

**diffusion** Le mouvement libre et au hasard des molécules d'une localisation à une autre. La diffusion nette s'effectue toujours d'une région à concentration élevée vers celle où elle est basse.

**diffusion facilitée** Diffusion dans laquelle une substance traverse la membrane d'une région à haute concentration vers une région à basse concentration (elle descend son gradient de concentration) au moyen de transporteurs protéiques.

**diffusion simple** Le déplacement au hasard des molécules, de la zone où elles sont les plus concentrées vers celle où elles le sont moins jusqu'à ce qu'elles soient équitablement réparties.

**digestion** La fonction dans laquelle des moyens mécaniques et chimiques cassent les molécules de grande taille en molécules plus petites que le système digestif absorbe. Hydrolyse.

**digestion extracellulaire** Digestion qui s'effectue à l'extérieur de la cellule, généralement dans un organe spécial ou dans une cavité.

**digestion intracellulaire** Digestion qui s'effectue à l'intérieur d'une cellule comme chez beaucoup de protozoaires, les éponges, les cnidaires, les vers plats, les rotifères, les mollusques bivalves et les chordés primitifs.

**dioécie (diécie)** Ayant des sexes (mâle et femelle ) séparés. Les organes reproducteurs mâles et femelles sont portés par des individus séparés.

**diploblastique (diblastique)** Animaux dont les régions du corps sont organisées en deux couches qui dérivent de deux feuillets embryonnaires :ectoderme et endoderme. Les animaux appartenant aux phyla des Cnidaires et des Cténophores sont diploblastiques.

**diploïde** Ayant deux jeux de chromosomes. Le nombre 2*N* de chromosomes.

**Diplopodes** La classe des arthropodes caractérisés par la présence de deux paires de pattes par segment apparent et un corps à section transversale arrondie. Millipèdes.

**disaccharide** Un sucre produit par la liaison entre deux monosaccharides avec perte d'eau.

**disque intercalaire** Frontière membranaire entre deux cellules cardiaques adjacentes.

**distal** Position éloignée du point d'attachement d'une structure sur le corps (par exemple les pieds sont distaux par rapport au genou).

**diversité de la communauté** Le nombre de différentes sortes d'organismes vivant dans une aire donnée.

**diversité des espèces.** *Voir* **diversité de la communauté.**

**division cellulaire mitotique** Division cellulaire à l'issue de laquelle le nombre parental de chromosomes est maintenu d'une génération cellulaire à la suivante. A la base de la reproduction des eucaryotes unicellulaires. Au centre des phénomènes de croissance des eucaryotes multicellulaires.

**domaine** Le groupement taxonomique le plus large. Des données de biologie moléculaire récentes prouvent l'existence de trois grand domaines du vivant :Archés, bactéries et eucaryotes.

**dominance incomplète** Une interaction entre deux allèles dans laquelle ils s'expriment conjointement de façon plus ou moins égale de telle sorte que le phénotype de l'hétérozygote est différent de celui de chacun des homozygotes.

**dominant** Qualité d'un des allèles d'un gène, qui masque l'autre ou les autres. Le caractère dominant s'exprime si cet allèle est présent. *Voir aussi* **récessif**.

**dorsal** Le dos d'un animal. Généralement la face supérieure. Synonyme de *postérieure* pour les animaux qui se déplacent à la verticale.

**douve** Ver trématode. Un membre de la classe des Trématodes ou de la classe des Monogènes.

**dure-mère** La méninge la plus externe et la plus résistante qui recouvre l'encéphale et la moelle épinière.

**duvet (plumes de duvet)** Plumes qui assurent l'isolation pour les oiseaux adultes et les immatures.

**dyade** Le chromosome double (à deux chromatides) séparé de son homologue (avec lequel il formait une tétrade ) au cours de la première division méiotique.

# E

**écaille** Un fragment fin, compact et lamellaire. Une des plaques cornées qui forment le revêtement de certains animaux (serpents, lézards )

**ecdysis** 1. L'élimination de l'exosquelette d'arthropode pour permettre l'augmentation de taille du corps ou un changement de morphologie (mue imaginale qui marque la fin de la métamorphose et émergence de l'adulte). 2. L'élimination de la cuticule des aschelminthes dans le cadre de leur croissance. 3. L'élimination des couches épidermiques de la peau chez un reptile. Aussi appelée *mue*.

**Ecdysozoaires** Un sous-règne dans la classification des animaux qui regroupe les arthropodes (insectes et apparentés) et les nématodes (les vers ronds). Ces animaux ont une cuticule qui est périodiquement éliminée au cours d'un phénomène de mue pour assurer leur croissance.

**échange tégumentaire** Echange de gaz à travers le tégument. Encore appelé *échange cutané*.

**Echinodermes** Le phylum des animaux coelomates dont les membres ont une symétrie pentaradiaire à l'état adulte, possèdent un système aquifère et un endosquelette recouvert par l'épiderme. Etoiles de mer, oursins, concombres de mer, lys de mer.

**Echinides** La classe des échinodermes dont le corps a la forme d'une sphère ou d'un disque, qui possèdent des piquants mobiles et un endosquelette fait de plaques jointives. Oursins et dollars des sables.

**Echiuriens** Un groupe d'annélides polychètes qui fouissent dans la vase ou le sable ou vivent dans les crevasses des rochers. Ils possèdent un proboscis en forme de spatule et ont une longueur de 15 à 50 cm. Vers cuillères.

**écholocation** Une méthode de localisation des objets en déterminant le temps mis par un écho pour revenir et la direction qu'il a suivie. Echolocation des chauves-souris.

**écologie** L'étude des relations entre les organismes et leur environnement.

**écologie du comportement** Etude scientifique de tous les aspects du comportement animal en relation avec l'environnement.

**écosystème** L'ensemble formé par toutes les populations d'organismes vivant dans une aire donnée et leur environnement physique.

**écosystèmes lotiques** Ecosystèmes des eaux courantes. Il inclut les ruisseaux, les fleuves et les rivières.

**ectoderme** Le feuillet embryonnaire externe. De lui dérivent l'épiderme de la peau et les glandes ainsi que les poils et le tissu nerveux chez certains animaux.

**ectoplasme** La région corticale et visqueuse du cytoplasme d'un protiste. S'oppose à **endoplasme.**

**Ectoproctes** Un phylum d'animaux coloniaux vivant dans les eaux douces ou marines. Anus qui s'ouvre à l'extérieur d'une couronne de tentacules. Cette couronne ou lophophore sert à la capture de la nourriture. Animaux mousses ou bryozoaires.

**ectotherme** Qui a une température du corps variable produite par la chaleur fournie par l'environnement. S'oppose à **endotherme**.

**effets activateurs des hormones** Observés lorsqu'un stimulus externe entraîne une réponse de l'organisme médiée par des hormones.

**effet de serre** Le réchauffement du climat global dû à l'accumulation de dioxyde de carbone dans l'atmosphère suite à la combustion des fuels fossiles.

**effet fondateur** Changements dans la fréquence des gènes qui interviennent quand un petit nombre d'individus d'une population parentale colonisent de nouveaux habitats. Ils tiennent à ce que les individus fondateurs n'ont pas l'échantillon représentatif des gènes de la population parentale.

**effet goulot d'étranglement** Changements dans la fréquence des gènes, qui interviennent quand une population est dramatiquement réduite et qu'elle tente de se reconstruire à partir des quelques individus survivants.

**effet organisateur des hormones** Changements déterminés par la présence d'hormones à des moments critiques, comme les voies de développement de régions spécifiques du cerveau ou la différenciation des organes sexuels dans le sens femelle ou le sens mâle.

**électrolyte** Une substance qui se dissocie en ions dans une solution et qui devient capable de conduire l'électricité. Un soluté ionique.

**électron** Une petite particule chargée négativement qui est en orbite autour du noyau d'un atome. Elle a une très faible masse. Les atomes peuvent gagner, perdre ou partager des électrons avec d'autres atomes.

**électroréception** La capacité de détecter de faibles champs électriques dans l'environnement.

**électrorécepteur** Un récepteur sensible aux variations d'un courant électrique , généralement dans l'eau environnante. Aussi appelé *glande ampullaire*.

**élément** Substance chimique de base. Une substance qui ne peut pas être séparée en substances plus simples par les moyens chimiques ordinaires. Les scientifiques reconnaissent 92 éléments naturels.

**éléphantiasis** Une filariose chronique fréquente dans les régions tropicales due à l'infection des vaisseaux lymphatiques par le nématode *Wuchereria* spp.

**emboîtement hiérarchique** Le regroupement des organismes dans des clades de plus en plus larges montrant les degrés successifs de parenté par l'analyse des caractères dérivés.

**embryologie** L'étude du développement animal de l'œuf fécondé au stade où les systèmes majeurs d'organes sont mis en place.

**embryologie comparée** L'étude du développement d'un animal dans le but de déduire les voies évolutives de groupes particuliers d'animaux.

**émission et diffusion** La libération des gamètes dans l'eau pour la fécondation externe.

**empreinte** L'attachement d'un jeune animal envers un autre animal ou un objet.

**endergonique** Caractérisé par l'absorption d'énergie. Se dit des réactions qui ont besoin d'énergie pour se réaliser.

**endocrinologie** L'étude du système endocrine et de son rôle dans la physiologie d'un organisme.

**endocytose** Processus physiologique par lequel les substances pénètrent dans la cellule via des vésicules ou des vacuoles formées par la membrane plasmique.

**endocytose à récepteur** Le type d'endocytose qui met en jeu un récepteur membranaire spécifique, qui reconnaît

une molécule extracellulaire et se lie à elle.

**endoderme** Le feuillet embryonnaire interne. Est à l'origine de l'épithélium qui limite le tractus digestif , des glandes digestives et de l'épithélium respiratoire.

**endoplasme** La partie interne, fluide du cytoplasme d'un protiste. S'oppose à **ectoplasme.**

**espèce en danger** Une espèce qui est en danger imminent d'extinction.

**endopodite** La rame interne des appendices biramés des crustacés et des trilobites (phylum des Arthropodes).

**endosquelette** Un squelette qui s'étend sous la surface du corps (exemples, le squelette osseux des vertébrés et le squelette calcaire des échinodermes).

**endostyle** Une gouttière ciliée du pharynx de certains chordés qui produit du mucus et intervient dans la nutrition par filtration.

**endosymbionte** Une bactérie menant une vie libre ou un autre organisme qui est phagocyté par une cellule de grande taille.

**endotherme** Dont la température corporelle dépend de la chaleur produite par le propre métabolisme de l'animal. S'oppose à **ectotherme.**

**énergie** Une capacité à provoquer le déplacement de la matière et ainsi de faire un travail.

**énergie potentielle** L'énergie que la matière a en fonction de sa position. Energie stockée.

**Entéropneustes** Une classe des hémichordés dont les membres vivent dans des galeries qu'ils creusent dans la vase de fonds marins peu profonds. Leur corps est divisé en trois régions : proboscis, collier et tronc. Vers à gland.

**Entognathes** La classe des Hexapodes dont les membres ont des pièces buccales cachées à l'intérieur de la tête , des mandibules à une seule articulation et des pattes à tarse indivis. Collemboles, protoures et diploures.

**entropie** Une mesure du degré de désorganisation d'un système. La quantité d'énergie dispersée dans un système (généralement sous forme de chaleur) et non utilisable pour faire un travail. Plus élevée est l'entropie, plus grand est le désordre.

**enveloppe nucléaire** La double membrane qui limite le noyau des cellules eucaryotes. Est formée de membranes externe et interne perforées par des pores nucléaires.

**enzyme** Une protéine synthétisée par une cellule qui joue le rôle de catalyseur dans une réaction cellulaire spécifique. Les substances sur lesquelles chaque type d'enzyme agit sont ses substrats.

**éosinophile** Globule blanc du sang caractérisé par la présence de granules cytoplasmiques qui prennent la couleur rouge en présence de colorant acide (éosine).

**éphyrule** Méduse miniature produite par le bourgeonnement d'un scyphistome (classe des Scyphozoaires, phylum des Cnidaires). Les éphyrules se développent en méduses sexuées matures.

**épiblaste** Une couche externe de cellules dans l'embryon d'un amniote qui provient de la prolifération et du mouvement des cellules du blastoderme.

**épiderme** Un revêtement de cellules couvrant la surface du corps d'un animal. Chez les invertébrés une couche épithéliale simple d'origine ectodermique.

**épigenèse** La mise en défaut de l'hypothèse selon laquelle l'œuf contient tous les matériaux à partir desquels l'embryon est construit, que l'embryon est préformé dans l'œuf.

**épitoquie** La formation d'un individu reproducteur (épitoque) différent de la forme non reproductrice (atoque) de l'espèce.

**espèce** Un groupe de populations entre lesquelles les gènes sont réellement ou potentiellement échangés à travers plusieurs générations. Cette définition soulève des problèmes et n'est pas applicable en toute circonstance.

**espèce menacée** Une espèce qui sera probablement en danger dans un avenir proche. *Voir aussi* **espèce en danger**.

**espèce pivot** Une espèce qui a une importance prédominante dans une communauté dont elle contrôle les caractéristiques.

**estivation** Un état de dormance caractérisé par une chute du rythme respiratoire et du métabolisme qui s'installe en été, lorsque les températures sont élevées, la nourriture rare et que la déshydratation pose problème.

**estomac** L'expansion du canal alimentaire située entre l'œsophage et le duodénum. Le midgut (intestin moyen) d'un invertébré.

**éthologie** L'étude de tous les aspects du comportement animal dans les environnements naturels, en insistant sur leur adaptation et leur évolution.

**Eubactéries** Le domaine du vivant qui correspond aux bactéries vraies (actuellement, domaine des bactéries, voir définition de domaine N.d.T).

**euchromatiques (régions)** Les régions moins densément colorées d'un chromosome qui contiennent les gènes actifs.

**Eucaryotes** Le domaine du vivant qui inclut tous les organismes eucaryotes : protistes, champignons, plantes et animaux.

**eucaryote** Qui a un noyau. Une cellule qui a des compartiments limités par une ou des membranes, et, parmi eux, le noyau. Tous les organismes à l'exception des bactéries et des archés sont constitués de cellules eucaryotes. Comparer à **procaryote.**

**eutélie** Définit la condition dans laquelle le corps des animaux adultes appartenant à une espèce donnée comprend un nombre déterminé et fixe de cellules somatiques ou de noyaux (cas des rotifères, de certains nématodes et des acanthocéphales)

**évaporation** Perte de chaleur par une surface où les molécules d'eau s'échappent sous forme gazeuse. La conversion d'un liquide ou d'un solide en vapeur.

**évents hydrothermaux** Des régions océaniques profondes, où les plaques de la croûte terrestre s'écartent. Ce sont les sites occasionnels de coulées de lave et de jaillissements d'eau chaude. Ils sont les supports d'une riche communauté de chimiolithotrophes.

**évolution** Changement en fonction du temps. L'évolution organique ou biologique est une série de changements dans la composition génétique des populations au fil du temps. *Voir aussi* **sélection naturelle** et **modèle de l'équilibre ponctué**.

**évolution convergente** Changements évolutifs à l'issue desquels deux espèces non apparentées (ou apparentées mais distantes) se ressemblent.

**évolution mosaïque** Un changement dans une partie d'un organisme (par exemple l'aile d'un oiseau ) qui n'affecte pas son plan d'organisation général.

**évolution neutre** *Voir* **dérive génétique.**

**évolution organique** Le changement dans un organisme au cours du temps. Un changement dans la quantité totale de gènes d'une population.

**excrétion** L'acte, le processus ou la fonction d'excréter. L'élimination des produits de déchets du métabolisme du corps d'un animal.

**excrétion uréotélique** Ayant l'urée comme produit final d'excrétion du métabolismeazoté. Mode d'excrétion des mammifères.

**excrétion uricotélique** Ayant l'acide urique comme produit final d'excrétion

du métabolisme azoté. Mode d'excrétion des reptiles et des oiseaux.

**exocytose** Le processus par lequel les substances sont extériorisés de la cellule. Les substances sont transportées dans des vésicules cytoplasmiques dont la membrane fusionne avec la membrane plasmique de telle sorte que les substances sont expulsées dans le milieu.

**exopodite** La rame latérale (externe) des appendices biramés des crustacés et des trilobites (phylum des Arthropodes).

**exosquelette** Un squelette qui se développe à l'extérieur du corps (l'exosquelette d'un arthropode par exemple).

# F

**facteurs densité-dépendants** Paramètres environnementaux dont les effets sont plus sévères quand la densité de la population est plus élevée (ou parfois plus basse) qu'ils ne le sont pour d'autres densités. La maladie, la prédation et le parasitisme sont des facteurs qui dépendent de la densité.

**facteurs densité-indépendants** Paramètres environnementaux qui influencent le nombre d'animaux d'une population sans aucune relation avec le nombre d'animaux par unité de surface (densité). Les conditions atmosphériques et les influences de l'homme ont souvent des effets indépendants de la densité sur les populations animales.

**facteur limitant** Un aliment ou autre élément de l'environnement d'un organisme qui est présent en faible quantité et réduit de ce fait le succès reproducteur de celui-ci.

**famille** Niveau de classification situé entre l'ordre et le genre.

**fanons** Formations kératinisées des baleines sans dents.

**fécondation différée** Quand la fécondation d'un œuf n'intervient pas immédiatement après le coït mais est retardée de plusieurs semaines ou mois.

**fente pharyngienne** Une des nombreuses ouvertures dans la région pharyngienne des chordés. Les fentes pharyngiennes permettent à l'eau qui provient du pharynx d'être évacuée à l'extérieur. Dans ce processus l'eau passe sur les branchies et les particules en suspension peuvent être retenues par un mécanisme de nutrition par filtration.

**fente synaptique** L'espace étroit qui sépare l'extrémité terminale d'un neurone et le site récepteur de la cellule postsynaptique.

**feuillets embryonnaires (feuillets germinaux primaires)** Les ensembles de cellules embryonnaires à l'origine des tissus et des organes. *Voir aussi* **ectoderme**, **mésoderme** et **endoderme**.

**fibre musculaire** L'unité contractile d'un muscle. Une cellule musculaire.

**fibrocartilage** Le type de cartilage constitué de faisceaux parallèles, épais et compacts de fibres séparés par des espaces étroits renfermant des cellules cartilagineuses typiques (chondrocytes) (espaces chondrogènes).

**filament axial** *Voir* **axonème**.

**filament branchial** Expansion charnue à paroi fine d'un arc qui contient les vaisseaux véhiculant le sang en direction ou en provenance des surfaces d'échanges.

**filament intermédiaire** Le groupe chimiquement hétérogène de fibres protéiques dont la composition varie d'un type cellulaire à un autre. Un des trois types fondamentaux d'éléments constituant le cytosquelette. Polymère de protéines fibreuses.

**filopode** Pseudopode très allongé, transparent et parfois ramifié.

**filtration** Mouvement de matériel à travers une membrane sous l'effet d'une pression hydrostatique.

**filtre du stimulus** La capacité du système nerveux de bloquer les informations à partir de stimuli qui ne sont pas importants pour l'animal.

**fission** Mode de reproduction asexué dans lequel la cellule se divise en deux (fission binaire) ou en plusieurs (fission multiple) parties, chacune d'elles à l'origine d'un individu.

**fission binaire** Mode de reproduction asexuée des protistes au cours duquel la division cytoplasmique suit la mitose et produit deux nouveaux protistes.

**fission multiple** Reproduction asexuée par clivage d'une cellule ou d'un organisme en plusieurs cellules ou plusieurs organismes. *Voir aussi* **schizogonie**.

**flagelles** Processus relativement longs et motiles présents à la surface d'une cellule. Les flagelles des cellules eucaryotes sont les versions allongées des cils. Comme eux ils ont un axonème avec l'arrangement 9+2 de microtubules recouvert par la membrane plasmique. Les ondulations des flagelles assurent le déplacement des cellules dans un milieu liquide.

**flavine adénine dinucléotide (FAD)** Un coenzyme qui résulte de la condensation d'une riboflavine phosphate avec de l'acide adénylique. Constitue le groupement prosthétique de certaines enzymes (déshydrogénases).

**flux génique** Les changements dans les fréquences de gènes suite à l'émigration ou à l'immigration.

**foie** Une glande volumineuse, rouge foncé qui accomplit plusieurs fonctions vitales comme la formation de l'urée, la synthèse des protéines plasmatiques, la synthèse de certains acides aminés, celle du glycogène qu'elle stocke, et beaucoup d'autres.

**formule dentaire** Une notation qui indique le nombre d'incisives, de canines, de prémolaires et de molaires sur les mâchoires supérieures et inférieures d'un mammifère.

**fossiles** Les restes, impressions ou traces d'organismes ayant vécu au cours des ères géologiques précédentes.

**fraction des éléments figurés** Les composants cellulaires du sang des vertébrés.

**fragmentation** Division en plus petites unités. Un type de reproduction asexuée dans lequel une partie du corps est perdue, régénère ensuite pour former un nouvel organisme.

**Fungi** Le règne des organismes vivants eucaryotes, multicellulaires et saprophytes, communément appelés champignons (champignons, moisissures).

**furcula** Les deux clavicules fusionnées d'un oiseau. La fourchette.

# G

**Galapagos (îles)** Un archipel sur l'équateur dans l'Océan Pacifique à environ 900 km à l'ouest de la république de l'Equateur. Les observations de Charles Darwin sur la vie végétale et animale de ces îles furent essentielles pour la formulation de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle.

**gamète** Cellule haploïde mature (spermatozoïde ou œuf) impliquée dans la reproduction sexuée. L'union de deux gamètes de sexe opposé (fécondation) produit un zygote.

**gamétogenèse** La formation des gamètes par la voie de la méiose.

**gamétogonie** Mode de formation de gamètes par fission multiple. Aussi appelée *gamogonie*. Connue chez les Sporozoaires.

**ganglion** Un groupe de corps cellulaires de neurones situés à l'extérieur du système nerveux central.

**gastroderme** L'épithélium d'origine endodermique qui limite la cavité gastrovasculaire d'un cnidaire.

**Gastéropodes** La classe des mollusques caractérisés par le phénomène de torsion.

La coquille, lorsqu'elle est présente, est généralement enroulée en spirale. Escargots.

**Gastrotriches** Un petit phylum regroupant des espèces marines et d'eau douce de gastrotriches vivant dans les espaces ménagés dans les sédiments du fond.

**gastrozooide** Un polype nourricier dans une colonie d'hydrozoaire (phylum des Cnidaires).

**gastrulation** Le processus embryologique qui conduit à la formation d'une gastrula. Il met en place le tube digestif embryonnaire (endoderme), l'ectoderme et le mésoderme (chez les triblastiques).

**gemmule** Capsule résistante, qui passe l'hiver, que forment les éponges d'eau douce et quelques éponges marines et qui contient une masse de cellules mésenchymateuses. Ces cellules, amoeboïdes, sont libérées et s'organisent pour former une nouvelle éponge.

**gemmulation** La formation des gemmules.

**gène** L'unité héréditaire d'un chromosome. Une série de nucléotides de la molécule d'ADN qui code pour un polypeptide.

**gènes homéotiques** Gènes qui déterminent l'identité des régions du corps chez les embryons précoces et contrôlent le développement de leurs parties constitutives. L'étude des gènes homéotiques dans les différents groupes d'animaux a apporté beaucoup d'informations sur la façon dont l'évolution se déroule.

**génétique des populations** L'étude des évènements génétiques qui se produisent dans les pools de gènes.

**génétique** L'étude des mécanismes de transmission des gènes des parents à leur descendance.

**génétique moléculaire** L'étude de la structure biochimique et de la fonction de l'ADN.

**génotype** Les combinaisons spécifiques de gènes (allèles) qui caractérisent une cellule ou un individu.

**genre** Le niveau de la classification situé entre la famille et l'espèce.

**géorécepteur** Une terminaison nerveuse spécialisée qui répond à la force de la gravité.

**gérontologie** Etude scientifique des problèmes de l'âge sous tous leurs aspects notamment cliniques, biologiques et sociologiques.

**gésier** Chez les oiseaux, région postérieure de l'estomac, profondément modifiée pour fragmenter et broyer la nourriture avec l'aide de graviers. Chez certains invertébrés, comme les insectes, un gésier est présent et assure la même fonction.

**gestation** Période du développement des animaux vivipares qui s'étend de la fécondation de l'ovule à la naissance.

**giardiose** Une infection fréquente de la lumière du petit intestin par le protozoaire flagellé *Giardia lamblia*. Propagée par la nourriture ou l'eau contaminée ou par le contact direct de personne à personne.

**glande adhésive** Glande des Turbellariés qui produit une substance chimique assurant la fixation au substrat.

**glande adrénale** Glande endocrine positionnée sur le rein.

**glande antennaire** L'organe excréteur de certains crustacés (écrevisse). Ainsi appelée car localisée près de la base de chaque seconde antenne. A une couleur verte, est aussi appelée *glande verte*.

**glande à sel** Une glande orbitale de beaucoup de reptiles et d'oiseaux qui sécrète une solution hyperosmotique de NaCl ou KCl. Un important organe osmorégulateur pour les espèces marines.

**glande bulbo-urétrale** Glande qui sécrète un liquide visqueux dans l'urètre mâle pendant l'excitation sexuelle.

**glandes coxales** Un organe excréteur de certains arthropodes (araignées) qui se vide par un pore situé près de l'article coxal(coxa) de la patte.

**glande endocrine** Glande productrice d'hormone, dépourvue de conduit, qui fait partie du système endocrine (par exemple, pituitaire, hypothalamus, thyroïde).

**glande exocrine** Une glande (mammaire, salivaire, sudoripare par exemple) qui déverse ses produits de sécrétion au niveau d'une surface épithéliale ou dans une cavité du corps, directement ou par l'intermédiaire de canaux.

**glande de libération** Une glande des turbellariés qui sécrète une substance qui dissout la zone d'attache au substrat.

**glande mammaire** La poitrine. Chez les mammifères femelles, les glandes mammaires produisent et sécrètent le lait pour nourrir le jeune en cours de développement.

**glande maxillaire** L'organe d'excrétion des crustacés malacostracés, localisé au niveau des segments maxillaires. Participe à la régulation des concentrations ioniques.

**glande du musc** *Voir* **glande odoriférante**.

**glande odoriférante** Une glande localisée au niveau des pieds, de la face ou de l'anus de beaucoup de mammifères. Sécrète des phéromones impliquées dans la défense, la reconnaissance des espèces et des partenaires sexuels ou dans le comportement territorial. Glande du musc.

**glande parathyroïde** Une des petites glandes masquées par un lobe de la glande thyroïde. Produit la parathormone.

**glande pinéale** Petite glande du midbrain des vertébrés qui convertit un signal du système nerveux en un signal endocrine. Aussi appelée *corps pinéal*.

**glande pituitaire** Glande endocrine attachée à la base du cerveau et formée de lobes antérieur et postérieur. Hypophyse.

**glande rectale** L'organe excréteur des élasmobranches et du coelacanthe, située près du rectum. Excrète une solution saline (NaCl) hyperosmotique.

**glande sébacée (à huile)** Glande de la peau qui sécrète du sébum. Glande à huile.

**glande sudoripare** Glande qui sécrète la sueur.

**glande thyroïde** Glande endocrine localisée dans le cou des vertébrés et impliquée dans le métabolisme oxydatif des cellules. Produit les thyroxines.

**glande ultimobranchiale** Chez les poissons gnathostomes, les tétrapodes primitifs et les oiseaux, la petite glande sur la face ventrale de l'oesophage. Produit la calcitonine qui intervient dans la régulation de la calcémie.

**glande verte** *Voir* **glande antennale**.

**glochidium** Un stade larvaire des bivalves d'eau douce de la famille des Unionidés. Il vit en parasite sur les branchies ou les nageoires des poissons.

**glomérule** Une touffe de capillaires (masse pelotonnée de capillaires) à l'intérieur de la capsule (de Bowman) d'un néphron. Forme le filtrat glomérulaire.

**glycocalyx** Le revêtement glycoprotéique et glycolipidique (cell coat) qui entoure beaucoup de cellules eucaryotes.

**Gnathostomes** Une superclasse de vertébrés dont les membres ont des mâchoires articulées et des membres pairs. Une colonne vertébrale peut remplacer la notochorde.

**gonade** La glande productrice de gamètes. Ovaire ou testicule.

**gonadotropine** Une hormone qui stimule l'activité des gonades.

**gonangium** *Voir* **gonozooide.**

**gonozooide** Un polype d'un cnidaire hydrozoaire qui produit des méduses.

**Gordien (ver)** *Voir aussi* **vers crin de cheval**.

**gradualisme phylétique** L'idée selon laquelle les changements évolutifs se réalisent de façon lente et constante sur des millions d'années.

**graisse brune** Dépôts adipeux très vascularisés, riches en mitochondries et enzymes d'oxydation. Trouvés chez quelques mammifères, à des endroits précis et impliqués dans la thermogenèse sans frisson.

**gros intestin** La partie de l'intestin qui se situe entre la valve iléocæcale du petit intestin et l'anus. Extrait les sels et l'eau de la fraction non digérée des aliments et évacue les fèces par l'anus.

**gravide** Contenant l'embryon puis le fœtus en cours de développement. En gestation ou enceinte.

**griffe** L'ongle pointu, généralement incurvé, sur le pied d'un animal. L'extrémité en forme de pince des appendices de certains arthropodes (pinces du homard par exemple).

**groupe extérieur** Dans les analyses cladistiques, groupe extérieur au groupe étudié, qui partage avec lui une caractéristique ancestrale.

**groupe monophylétique** L'ensemble des organismes issus d'un ancêtre commun exclusif.

**groupe paraphylétique** Un groupe qui inclut une partie seulement des membres d'un lignage issu d'un ancêtre commun.

**groupe polyphylétique** Un ensemble d'organismes appartenant à plusieurs lignages évolutifs issus d'ancêtres différents.

**gustation** L'acte de goûter ou le sens du goût.

# H

**habitat** Le lieu de vie d'un animal.

**habituation** La décroissance graduelle d'une réponse à un stimulus ou à l'environnement.

**haploïde** Qui a un membre de chaque paire de chromosomes homologues. Les cellules haploïdes sont les produits de la méiose et sont souvent des gamètes.

**hectocotyle** Un bras modifié de certains céphalopodes mâles qui est utilisé pour le transfert des spermatozoïdes.

**hématopoïèse** La formation et la différenciation des cellules du sang.

**hémérythrine** Le pigment respiratoire rouge contenant du fer présent dans le plasma de certains polychètes, des sipunculiens, des priapulides et des brachiopodes.

**Hémichordés** Le phylum d'animaux marins ressemblant à des vers qui ont un système nerveux épidermique et des fentes pharyngiennes. Vers à gland et ptérobranches.

**hémizygote** Un individu qui a un membre d'une paire de gènes. Les mâles de la plupart des espèces animales sont hémizygotes pour les caractères transmis par le chromosome X.

**hémocoele** Grande cavité dans le corps d'un arthropode qui contient le liquide circulant. Dérive du blastocoele de l'embryon.

**hémocyanine** Un pigment respiratoire non héminique de couleur bleue présent dans le plasma de beaucoup de mollusques et d'arthropodes. Composé de plusieurs monomères, chacun d'eux renfermant deux atomes de cuivre et pouvant lier une molécule d'oxygène.

**hémocyte** Tout élément figuré présent dans le liquide circulant des animaux à système circulatoire ouvert.

**hémoglobine** Pigment respiratoire contenant du fer qui assure le transport de l'oxygène et du dioxyde de carbone. Présent dans les globules rouges des vertébrés et dans le plasma de beaucoup d'invertébrés.

**hémolymphe** Le liquide circulant qui remplit l'hémocoele de certains invertébrés et qui représente le sang et la lymphe des vertébrés. Présent chez les animaux qui ont un système circulatoire ouvert.

**herbivore** Un animal qui se nourrit de végétaux. Tout animal qui dépend des plantes pour subsister.

**hermaphrodisme** Etat caractérisé par la présence, chez le même animal, des organes reproducteurs mâles et femelles. Monoécie (individu monoïque).

**hermaphrodisme séquentiel ou successif** Le type d'hermaphrodisme dans lequel l'animal est d'un sexe durant une phase de son cycle de vie et de sexe opposé durant une autre phase.

**hétérodonte** Qui a des dents différentes spécialisées pour des fonctions distinctes.

**hétérotherme** Un animal dont la température interne varie de façon marquante. Animal dit « à sang froid ». Un animal dont la chaleur interne provient essentiellement de l'environnement.

**hétérotrophique** Le type de nutrition dans laquelle les organismes tirent l'énergie de l'oxydation de composés organiques en consommant ou absorbant d'autres organismes.

**hétérotrophes** Organismes qui pour vivre ont besoin des matières premières inorganiques et organiques fournies par le milieu. Les animaux, les champignons, beaucoup de protistes et la plupart des bactéries sont hétérotrophes.

**hétérozygotes** Dont les chromosomes homologues portent deux allèles différents d'un même gène.

**Hexactinellides** La classe des éponges dont les membres renferment des spicules siliceux triaxoniques agencés parfois en un réseau complexe. Ont la forme de coupes ou de vases. Organisation corporelle de type sycon. Eponges siliceuses ou éponges de verre.

**Hexapodes** Le sous-phylum des arthropodes mandibulates dont le corps est subdivisé en tête, thorax et abdomen ; ont cinq paires d'appendices céphaliques et trois paires d'appendices uniramés sur le thorax.

**hibernation** Etat de torpeur hivernale de certains mammifères au cours duquel la température du corps chute pour approcher celle de la glace et le métabolisme décroît pour se situer autour de zéro. Peut durer des semaines, voire des mois.

**Hirudinés** La classe d'annélides dont les membres ont un corps à 34 segments, chacun d'eux subdivisé en anneaux. Présence de ventouses antérieure et postérieure. Sangsues.

**histologie** L'étude des tissus ; aussi appelée *microanatomie* ou *anatomie microscopique*.

**holoblastique** Division totale d'un zygote en blastomères séparés.

**homéostasie** Un état d'équilibre dans lequel l'environnement interne de l'organisme reste relativement constant par rapport à l'environnement externe.

**homéotherme** Qui a une température du corps relativement constante, régulée indépendamment de la température externe. Animal dit « à sang chaud ».

**homodonte** Qui a un denture dont les dents sont similaires et non spécialisées.

**homologues** Définit des structures, des processus ou des molécules qui ont une origine commune. L'aile d'une chauve-souris et le bras d'un être humain sont homologues car les deux dérivent d'un appendice ancestral commun (les deux sont des membres chiridiens).

**homologie sériée** Structures métamériques ou répétées qui ont évolué à partir d'une forme commune. Les appendices biramés des crustacés sont des exemples de structures homologues en série.

**homozygote** Qui a les mêmes allèles d'un gène donné sur les chromosomes homologues.

**horloge moléculaire** Une technique de datation évolutive basée sur le principe que la vitesse de changement dans une région particulière de l'ADN est relativement constante au cours du temps. Le taux de changement observé dans cette

région peut être utilisé pour dater les évènements de l'évolution.

**hormone** Un composé chimique sécrété par une glande endocrine qui est transmis par le sang ou les fluides corporels vers une cellule ou un tissu cible.

**hôte** Un animal ou un protiste qui porte ou nourrit un autre organisme (parasite).

**hôte intermédiaire** L'organisme qui, dans un cycle parasitaire, porte le stade immature du parasite, qui se reproduit selon le mode asexué.

**hôte définitif** L'hôte qui, dans un cycle parasitaire, abrite le stade adulte ou le stade sexué du parasite.

**hydrante** *Voir* **gastrozooide**.

**hydrophile** Littéralement traduit comme « aimant l'eau » et fait référence aux substances qui sont solubles dans l'eau. Ce sont des molécules polaires ou chargées comme les ions ou les hormones amines.

**Hydrozoaires** La classe de cnidaires dont les membres ont des gamètes d'origine épidermique, une mésoglée dépourvue de cellules amoeboïdes et un gastroderme sans nématocystes. Les méduses, quand elles sont présentes, ont un vélum. *Hydra, Obelia, Physalia*.

**hygrorécepteur** Un récepteur, présent chez les insectes, qui détecte le contenu en eau de l'atmosphère.

**hyperosmotique** Dont la concentration en composés osmotiquement actifs est plus élevée que celle d'une solution standard.

**Hyperotrètes** L'infraphylum des crâniates dont la tête est soutenue par des barres cartilagineuses, qui sont agnathes, n'ont pas de membres pairs mais sont pourvus de quatre tentacules céphaliques et de sacs olfactifs qui s'ouvrent dans la cavité buccale. Myxines.

**hypertonique** Une solution qui a un plus grand nombre de particules qu'une autre à laquelle elle est comparée.

**hypoblaste** Une couche interne de cellules qui résulte de la prolifération et du mouvement des cellules du blastoderme d'un embryon d'oiseau ou de reptile.

**hypoderme** La couche du tégument qui est située sous la cuticule. Elle correspond à l'épiderme des invertébrés qui sécrète l'exosquelette cuticulaire.

**hypoosmotique** Dont la concentration en composés osmotiquement actifs est plus faible que celle d'une solution standard.

**hypothalamus** Une structure du diencéphale située sous le thalamus qui fonctionne comme un centre nerveux autonome contrôlant l'activité de la glande pituitaire (hypophyse).

**hypothèse coloniale** Une hypothèse formulée pour expliquer l'origine de la multicellularité à partir d'ancêtres protistes. Les animaux seraient apparus après que des protistes s'associèrent et que les cellules se spécialisèrent et devinrent indépendantes.

**hypothèse syncytiale** L'idée selon laquelle les organismes multicellulaires auraient pour origine le formation de membranes plasmiques dans un protiste de grande taille et multinucléé.

**hypotonique** Une solution qui renferme un nombre de particules moins élevé qu'une autre à laquelle elle est comparée.

# I

**îlot pancréatique (îlot de Langerhans)** Ilot de tissu endocrine dans le pancréas. Sécrète l'insuline et le glucagon.

**inférieur** Au-dessous d'un point de référence (par exemple, chez les humains, la bouche est en position inférieure par rapport au nez).

**inhibition par le produit final (feedback)** L'inhibition de la première enzyme d'une voie métabolique par le produit final de cette voie.

**Insectes** Classe des hexapodes qui ont des pièces buccales exposées (ectognathes), des mandibules à deux points d'articulation, des tubules de Malpighi bien développés. Insectes.

**insectivore** Un animal ou plante qui consomme des insectes. Tout mammifère membre de l'ordre des Insectivores comme les taupes, les musaraignes et les hérissons du Vieux Monde.

**intermue** N'importe quel stade du développement d'un insecte immature situé entre deux mues.

**interneurone** Neurone situé entre un neurone sensitif et un neurone moteur. Les interneurones jouent le rôle de centres intégrateurs.

**interphase** Période qui sépare deux divisions d'une cellule eucaryote qui fonctionne normalement. Longue période du cycle cellulaire qui se subdivise en phase $G_1$, phase S et phase $G_2$. La réplication de l'ADN intervient au cours de la phase S (phase de synthèse).

**introvert** La portion antérieure étroite qui peut se replier à l'intérieur du tronc d'un sipuncle, d'un loricifère ou d'un bryozoaire.

**involution** Le mouvement d'enroulement à la manière d'un tapis roulant, au niveau de la lèvre dorsale du blastopore, des cellules superficielles au cours de la gastrulation des embryons d'amphibiens.

**isolement prézygotique** Isolement qui intervient quand les comportements ou d'autres facteurs empêchent les animaux de s'accoupler (Isolement qui empêche la formation du zygote).

**isolement postzygotique** Isolement qui intervient quand le développement est bloqué même si l'accouplement et la fécondation ont eu lieu (Isolement après la formation du zygote).

**isolement reproductif** Intervient quand les individus ne peuvent pas se reproduire même s'ils occupent des territoires chevauchants. *Voir* **isolement prézygotique** et **isolement postzygotique**.

**isosmotique** Ayant les mêmes caractéristiques osmotiques (pression).

**isotonique** Deux solutions qui ont des concentrations équivalentes de solutés.

# J

**Jacobson (organe voméronasal de)** Récepteur olfactif présent chez la plupart des reptiles. Sacs aveugles qui s'ouvrent dans la cavité buccale, à travers le palatin secondaire. Utilisé pour goûter les composés chimiques de l'air ambiant.

**Johnston (organe de)** Mécanorécepteur (récepteur auditif) trouvé à la base des antennes des moustiques mâles, des moucherons et de beaucoup d'autres insectes.

**Jonction neuro-musculaire** La zone de communication entre nerf et muscle. Jonction myoneurale ou synapse neuro-musculaire.

# K

**kératine** Une protéine dure, imperméable à l'eau trouvée dans les couches épidermiques de la peau des reptiles, des oiseaux et des mammifères. Présente dans les poils (et les cheveux), les plumes, les sabots , les ongles, les griffes , les becs… (les phanères = formations kératinisées épidermiques N.d.T).

**kilocalorie** Une unité de chaleur équivalente à 1 000 calories. Utilisée pour mesurer l'énergie contenue dans la nourriture. *Voir aussi* **Calorie**.

**kinétochore** Un groupe spécialisé de protéines et l'ADN du centromère d'un chromosome. Est un site d'attachement de certains microtubules de l'appareil mitotique et prend une part active dans le mouvement des chromosomes vers un pôle.

**Kinorhynques** Le phylum des aschelminthes dont les membres sont appelés kinorhynques. Ce sont des vers allongés, de petite taille, trouvés uniquement dans les environnements marins, où ils vivent dans la vase et le sable.

**krill** Tous les crustacés de petite taille, pélagiques, qui ressemblent à des crevettes. Le krill est une source importante d'énergie dans les réseaux alimentaires de l'Antarctique.

# L

**labium** La pièce buccale postérieure des insectes (Hexapodes, Arthropodes). Est souvent dénommée « lèvre inférieure », est chimiosensorielle, et correspond à la fusion des maxilles (mâchoires) de la deuxième paire.

**lactation** La production de lait par les glandes mammaires.

**lamelles branchiales** Fines plaques tissulaires disposées sur les filaments branchiaux, qui renferment les lits de capillaires à travers la paroi desquels les gaz sont échangés.

**lanterne d'Aristote** La série d'ossicules qui forme la structure en forme de mâchoire des échinodermes échinides.

**lard** La graisse localisée entre la peau et les muscles des baleines et autres cétacés, à partir de laquelle l'huile est fabriquée (huile de baleine). Assure l'isolation.

**larve** Le stade immature d'un insecte qui entreprend une métamorphose holométabole. Le stade immature de toute espèce animale, différent de l'adulte dans la morphologie et l'habitat occupé.

**larve de Müller** Une larve libre, ciliée et nageuse, qui ressemble à un cténophore modifié. Caractéristique de beaucoup de turbellariés polyclades marins.

**larve pilidium** Larve libre, en forme de chapeau, des vers némertiens et qui porte une touffe apicale de cils.

**larve plérocercoïde** Stade larvaire des eucestodes. Présente généralement un début de différenciation.

**larve procercoïde** Le stade de développement des eucestodes situé entre l'oncosphère et la larve plérocercoïde.

**larve trochophore** Un stade larvaire caractéristique de beaucoup de mollusques, des annélides et de quelques autres protostomiens.

**larve véligère** Le second stade larvaire libre et nageur de beaucoup de mollusques. Se développe à partir d'une trochophore et forme des rudiments de coquille, de masse viscérale et de complexe céphalo-pédieux avant de tomber sur le substrat et d'entamer une métamorphose.

**latéral** Eloigné du plan qui divise un animal bilatéral en deux moitiés images en miroir l'une de l'autre.

**leucon** La forme du corps d'une éponge qui a un système de canaux très ramifié. Les canaux conduisent à des chambres bordées de choanocytes.

**liaison covalente** Liaison chimique forte créée quand deux atomes partagent une paire d'électrons.

**liaison covalente non polaire** La liaison dans laquelle les électrons sont en orbite autour des noyaux de chacun des deux atomes. La distribution des charges, dans ces conditions, est symétrique.

**liaison hydrogène** Une force attractive faible ou modérée entre un atome d'hydrogène lié à un atome électronégatif et une paire d'électrons d'un autre atome électronégatif.

**lignage amniotique** Lignage évolutif qui conduit aux reptiles, oiseaux et mammifères actuels.

**lignage non amniotique** Le lignage des vertébrés tétrapodes qui conduit aux amphibiens actuels.

**ligne latérale (système de la)** Un alignement de récepteurs sensoriels sur le côté de certains poissons et amphibiens impliqué dans la détection des mouvements de l'eau (phylum des Chordés).

**ligne primitive** L'épaississement médio-dorsal d'un embryon d'amniote au niveau duquel migrent vers l'intérieur les cellules endodermiques et mésodermiques.

**lipide** Un composé gras ou huileux qui a des acides gras dans sa structure moléculaire. Un composé organique renfermant principalement des atomes de carbone et d'hydrogène reliés par des ponts covalents non polaires. Les exemples sont les graisses, les huiles, les cires, les phospholipides et les stéroïdes, qui sont insolubles dans l'eau.

**lipophiles** Substances non polaires, solubles dans les lipides, comme les hormones stéroïdes et thyroïdiennes.

**liquide coelomique** Le fluide à l'intérieur de la cavité corporelle des animaux triblastiques coelomates.

**Lissamphibiens** Le groupe des amphibiens qui comprend les espèces vivant actuellement. Membres des ordres des Anoures, des Caudata (Urodèles) et des Gymnophiones.

**lobe intermédiaire** La région de la glande pituitaire localisée entre les lobes antérieur et postérieur. Appelé aussi *pars intermedia*. Produit la melanophore-stimulating hormone (MSH).

**lobopode** Un pseudopode émoussé, en forme de lobe, généralement tubulaire, renfermant de l'ectoplasme et de l'endoplasme.

**locomotion pédale** Le type de locomotion pratiqué par les vers plats, quelques cnidaires et les mollusques gastéropodes. Il implique des vagues de contraction dans les sytèmes musculaires appliqués contre le substrat.

**locus** La position d'un gène sur un chromosome.

**loi du tout-ou-rien** Le phénomène selon lequel une fibre musculaire se contracte complètement quand elle est exposée à un stimulus dont l'intensité atteint un seuil. C'est aussi le principe auquel répond un neurone.

**lophophore** Anneau de tentacules creux renfermant une cavité coelomique, caractéristique des lophophorates (c'est-à-dire des brachiopodes, des ectoproctes et des phoronidiens).

**Lophotrochozoaires** Un sous-règne qui inclut des animaux comme les annélides (vers segmentés) et les mollusques (bivalves, escargots et apparentés).Le nom fait référence aux structures de capture de la nourriture et aux formes larvaires présentes chez certains membres du groupe. Ce sont les protostomiens qui ne muent pas.

**lorica** L'étui protecteur externe des rotifères et de quelques protozoaires. Il est formé par la cuticule épaissie.

**Loricifères** Un phylum d'aschelminthes. Un phylum de découverte récente. Les membres sont communément appelés loricifères.

**lymphe** Liquide qui circule dans les vaisseaux lymphatiques.

**lymphatique (système)** Le système à une voie constitué par les vaisseaux lymphatiques, les nœuds lymphatiques et d'autres organes lymphoïdes et les tissus. Il draine l'excès de liquide extracellulaire et est un site de surveillance immunitaire.

**lymphocyte** Un type de globule sanguin blanc qui participe à la protection de l'animal.

**lysosome** Organite cytoplasmique limité par une membrane, qui contient des enzymes digestives et hydrolytiques (hydrolases), typiquement plus actives au pH acide qui règne dans la lumière de l'organite.

# M

**macroaliment** Un aliment essentiel dont l'animal a un besoin quotidien minimum élevé (plus que 100 mg). Cas des composés suivants : calcium, phosphore, magnésium, potassium, et chlore ainsi que glucides, lipides et protéines.

**macroévolution** Changements évolutifs à grande échelle qui conduisent à l'extinction ou à l'apparition de nouvelles espèces.

**macrominéraux** Minéraux dont un animal a besoin en grandes quantités. Cas du sodium et du potassium par exemple.

**macronucleus** Un grand noyau trouvé à l'intérieur des Ciliés (Protistes) et qui contrôle le métabolisme cellulaire. Il est directement responsable du phénotype de la cellule.

**magnétoréception** La capacité de détecter les champs magnétiques ; la moins comprise des modalités sensorielles.

**Malacostracés** La classe des crustacés dont les représentants ont des appendices modifiés pour ramper sur le substrat comme les homards, les écrevisses et les crabes. Alternativement, l'abdomen et les appendices du corps peuvent être utilisés pour la nage, comme chez les crevettes.

**maladie du ver du cœur** Une infection parasitaire des chiens causée par le nématode *Dirofilaria immitis*.

**Mammaliens** Les membres de vertébrés dont le corps est, au moins en partie, couvert de poils, qui ont des dents spécialisées et qui sont endothermes. Les jeunes sont allaités par les glandes mammaires. Les mammifères.

**mandibule** 1. La mâchoire inférieure des vertébrés. 2. la paire de pièces buccales broyeuses et coupantes des arthropodes, qui correspond à une paire d'appendices céphaliques modifiés.

**manteau** L'enveloppe tissulaire externe des mollusques qui sécrète la coquille. Le manteau des céphalopodes peut être modifié pour la locomotion.

**manubrium** Une structure appendu à la surface orale d'une méduse de cnidaire et qui entoure la bouche.

**masse atomique** Une unité de masse déterminée à partir de l'isotope 12 du carbone auquel est attribuée arbitrairement une masse de 12 unités de masse atomique.

**masse viscérale** La partie du corps d'un mollusque qui renferme les organes viscéraux.

**mastax** L'appareil pharyngien des rotifères utilisé pour broyer la nourriture ingérée.

**maturation** L'étape qui complète le développement naturel d'un système animal. La performance du comportement est un facteur de maturation de certaines régions du système nerveux ou d'autres structures.

**maxille** Un élément de la paire de pièces buccales qui fait suite aux mandibules chez beaucoup d'arthropodes.

**Maxillopodes** La classe des Crustacés caractérisés par cinq métamères céphaliques, six thoraciques et quatre abdominaux plus un telson. Les segments abdominaux sont dépourvus d'appendices typiques. L'abdomen est souvent réduit. Balanes et copépodes.

**mécanisme d'échange à contre-courant** L'échange passif de quelque chose entre deux fluides qui se déplacent dans des directions opposées.

**mécanorécepteur** Récepteur sensoriel activé par une stimulation mécanique, une variation de pression ou de tension par exemple.

**méconium** Le matériel mucilagineux vert sombre présent dans l'intestin du fœtus arrivé à terme, composé d'un mélange de sécrétions des glandes intestinales et d'un peu de liquide amniotique.

**médian ou médial** Sur ou proche du plan de symétrie bilatérale.

**méduse** D'une façon générale, le stade sexué dans le cycle de vie des Cnidaires. La forme méduse du corps.

**méiose** Le processus de division au cours de la gamétogenèse mâle et femelle, à l'issue duquel la quantité de matériel génétique est réduite de moitié. Comprend deux divisions nucléaires successives avec une seule réplication de l'ADN et produit quatre cellules haploïdes à partir d'une cellule initiale diploïde.

**mélatonine** L'hormone que la glande pinéale sécrète. Régule la photopériode.

**membrane de fécondation** Une membrane qui se détache de la surface d'un œuf après la pénétration du spermatozoïde. Empêche la fécondation multiple (polyspermie).

**membrane nictitante** La paupière inférieure, fine et transparente, des amphibiens et des reptiles.

**membrane plasmique** La membrane externe d'une cellule. Elle porte des molécules qui détectent des changements dans les conditions extérieures, jouent le rôle de barrière sélective vis-à-vis des ions et d'autres molécules. Consiste en une bicouche de phospholipides dans laquelle sont inclus des protéines et du cholestérol. Le revêtement externe d'un protozoaire.

**méninges** Un ensemble de trois enveloppes qui recouvre le cerveau et la moelle épinière.

**ménopause** La fin des cycles menstruels. La période dans la vie d'une femelle où les changements hormonaux qui déterminent l'ovulation et la menstruation cessent.

**menstruation** Perte de sang et de tissu de la paroi utérine à la fin du cycle reproducteur d'une femelle de primate.

**méroblastique** La division partielle d'un zygote en raison d'une charge vitelline trop importante qui fait obstacle.

**mérogonie** Processus de schizogonie qui produit des mérozoïtes.

**Mérostomes** La classe des Arthropodes dont les membres sont aquatiques et possèdent des branchies « en livre » sur l'opisthosoma. Euryptérides (groupe éteint) et limules (crabes fers à cheval).

**mésenchyme** Tissu indifférencié fait de cellules séparées dans une matrice. Souvent d'origine mésodermique. Les éléments squelettiques et les tissus conjonctifs en dérivent, en sont des formes différenciées (N.d.T).

**mésoderme** Le tissu embryonnaire situé entre l'ectoderme et l'endoderme qui est à l'origine de dérivés aussi divers que les muscles, les tissus squelettiques et les structures excrétrices.

**mésoglée** La matrice à consistance de gel située entre l'épiderme et le gastroderme des cnidaires.

**mésohyle** La couche à consistance de gelée située entre la couche externe de pinacocytes et la couche interne de choanocytes des éponges. Elle contient des amoebocytes errants.

**mésonéphros** L'une des trois paires d'organes rénaux des vertébrés. Le rein fonctionnel des embryons d'amniotes et le rein fonctionnel des anamniotes adultes (poissons, amphibiens). Son conduit évacuateur est le canal de Wolff.

**mésothorax** Le deuxième des trois segments thoraciques d'un insecte. Porte habituellement la deuxième paire de pattes locomotrices et la première paire d'ailes.

**Mésozoaires** Un phylum d'animaux dont les membres sont parasites d'invertébrés marins. Corps organisé autour de deux couches de cellules ciliées recouvrant une ou plusieurs cellules axiales. Dioïques à histoires de vie complexes. Orthonectides et dicyémides.

**messager chimique local** Composé chimique qui agit sur les cellules voisines.

**métabolisme** L'ensemble des réactions chimiques qui se déroulent dans la cellule, qui sont catalysées par les enzymes et qui fournissent ou utilisent de l'énergie.

**métacercaire** Stade intermédiaire entre la cercaire et l'adulte dans le cycle de vie de la plupart des trématodes digéniens. Généralement enkysté et quiescent.

**métamérie (métamérisation)** Une organisation segmentée des régions du corps. Est observée chez les Annélides, les Arthropodes et d'autres petits phyla.

**métamorphose** Changement de forme ou de structure, plus précisément la transition d'un stade de développement à un autre, de la larve au juvénile ou à l'adulte par exemple.

**métamorphose hémimétabole** Un type de métamorphose d'insecte impliquant un nombre déterminé de mues entre l'œuf et les stades adultes, au cours desquelles les immatures acquièrent progressivement la forme adulte.

**métamorphose holométabole** Un type de métamorphose d'insecte chez lequel les immatures, appelés larves, sont différents des adultes par la forme et les habitats. La dernière mue larvaire met en place une pupe. Des changements cellulaires importants durant le stade pupal – la métamorphose- se terminent par l'émergence de l'adulte.

**métanéphridie** L'organe excréteur de beaucoup d'invertébrés. Est composée d'un tubule dont une extrémité s'ouvre dans la paroi du corps et l'extrémité opposée, qui a la forme d'un entonnoir, s'ouvre dans la cavité du corps.

**métanéphros** Le rein de certains vertébrés qui se différencie postérieurement au mésonéphros. Le rein fonctionnel des reptiles, des oiseaux et des mammifères adultes. Son conduit est l'uretère.

**métaphase** Stade de la mitose où les chromosomes s'alignent dans le plan équatorial de la cellule, sont attachés à l'appareil mitotique et n'ont pas encore ségrégés vers les pôles.

**métathorax** Le troisième et dernier segment du thorax d'un insecte (Arthropode). Il porte, habituellement, la troisième paire de pattes locomotrices et la deuxième paire d'ailes.

**micelles** Agrégats de lipides entourés d'un manteau de sels biliaires. Une étape dans la digestion des lipides au niveau du petit intestin.

**microbody** Un organite cellulaire limité par une membrane et contenant une variété d'enzymes. Encore appelé peroxysome.

**microévolution** Un changement dans la fréquence des allèles, au sein d'une population, au cours du temps.

**microfilament** Composant du cytosquelette. Est impliqué dans la forme de la cellule, le mouvement et la croissance. Filament protéique hélicoïdal formé par la polymérisation de molécules d'actine globulaire.

**microfilaire** Stade pré-larvaire des vers filaires. Trouvé dans le sang des êtres humains et les tissus du vecteur.

**microminéraux** Minéraux indispensables aux animaux en quantités infimes, à l'état de traces. Le cuivre et le cobalt en sont deux exemples.

**micronucléus** Un petit corps d'ADN qui contient l'information génétique des ciliés (Protistes). Est échangé entre protistes au cours du phénomène de conjugaison. Il subit la méiose avant de participer à l'échange et la fécondation.

**microaliment** Un élément du régime alimentaire essentiel mais en petites quantités. Le fer, le chlore, le cuivre et les vitamines en sont des exemples.

**microscopie** Observation avec un microscope.

**microscope à effet tunnel** Un microscope utilisé pour étudier les surfaces des organismes. Utilise une sonde en forme de pointe et des électrons.

**microscope à fluorescence** Un microscope qui expose un spécimen à une lumière de longueur d'onde donnée et forme une image à partir de la lumière fluorescente émise. Généralement le spécimen est marqué par un colorant fluorescent ou fluorochrome.

**microscope à force atomique** Un type de microscope à balayage à sonde locale qui donne une image de la surface en déplaçant une sonde effilée flexible maintenue à une distance constante de la surface ; une légère force exercée au sommet de la pointe entraîne son mouvement qui est suivi par un laser.

**microscope à lumière (optique ou photonique)** Le type de microscope dans lequel le spécimen est traversé par de la lumière naturelle.

**microscope électronique à balayage (MEB)** Un microscope électronique dans lequel un faisceau d'électrons balaie la surface d'un spécimen et en fournit une image à partir des électrons qui sont réfléchis.

**microscope électronique à transmission (MET)** Un microscope dans lequel l'image est obtenue par un faisceau d'électrons qui traverse un spécimen sur lequel il est focalisé par des lentilles électromagnétiques.

**microtubule** Un cylindre creux constitué de sous-unités de tubuline. Est impliqué dans la forme de la cellule, le mouvement et la croissance. Unité fonctionnelle des cils et des flagelles. L'un des trois composants majeurs du cytosquelette.

**migration** Voyage périodique entrepris par les animaux entre les aires de reproduction et de non reproduction ou vers et à partir des aires de nutrition.

**mimétisme** Quand une espèce ressemble à une ou plusieurs autres espèces. Souvent un moyen de protection pour le mime.

**miracidium** Le premier stade larvaire d'un trématode digénien, cilié, libre et mobile qui poursuit son développement dans le corps d'un escargot.

**mitochondrie** Organite limité par une double membrane, spécialisé dans la respiration aérobie (phosphorylation oxydative) et qui produit la majeur partie de l'ATP des cellules eucaryotes.

**mitose** Division nucléaire intervenant au cours de la phase M du cycle cellulaire. *Voir division cellulaire mitotique*.

**mitosome** Mitochondrie modifiée, dépourvue de chaînes de transport d'électrons donc incapable de participer à l'extraction de l'énergie des hydrates de carbone. Trouvé chez les protozoaires diplomonadines.

**modèle de l'équilibre ponctué** L'hypothèse selon laquelle les changements évolutifs se déroulent au cours de périodes rapides de milliers d'années séparées par des périodes de constance.

**moelle allongée (médulla oblongata)** La portion postérieure du tronc cérébral située entre le pont et la moelle épinière (bulbe rachidien).

**molécules inorganiques** Composés qui ne sont pas des hydrocarbones ou leurs dérivés. Composés non organiques.

**molécule organique** Une molécule qui contient un ou plusieurs atomes de carbone.

**Mollusques** Le phylum des coelomates dont les membres possèdent un ensemble tête-pied, une masse viscérale, un manteau et une cavité du manteau ou cavité palléale. La plupart des mollusques ont une coquille et une radula. Bivalves, escargots, pieuvres et animaux apparentés.

**Monères** Le règne du vivant dont les membres ont des cellules dépourvues de noyau et d'autres compartiments limités par une membrane. Ce sont des procayotes. Les bactéries.

**monocyte** Un type de cellule (globule) blanche (leucocyte) du sang qui a une

fonction phagocytaire et se développe en macrophage dans les tissus. Un monocyte a un noyau réniforme et un cytoplasme gris-bleu.

**monoécie (monoïque)** Un organisme qui porte les organes génitaux mâles et femelles. Hermaphrodisme, hermaphrodite.

**monogame** N'ayant qu'un partenaire sexuel à un moment.

**Monogènes** La classe des Plat(y)helminthes dont les membres sont appelés douves monogéniques. La plupart sont des ectoparasites de vertébrés (généralement les poissons et occasionnellement les tortues et les grenouilles) mais aussi d'invertébrés (copépodes et calmars). Cycle de vie à une seule génération sur un seul hôte. Exemples : *Disocotyle*, *Gyrodactylus*, *Polystoma*.

**Monogonontes** Une classe de rotifères dont les membres possèdent un ovaire. Mastax non impliqué dans le broyage. Produisent des œufs mictiques et amictiques. Exemple : *Notommata*.

**Monoplacophores** La classe des mollusques dont les membres ont une coquille simple arquée ; un pied large et plat ; et certaines structures répétées. Exemple : *Neopilina*.

**morphogenèse** L'évolution et le développement de la forme d'un organe ou d'une partie du corps.

**morula** Un stade du développement embryonnaire de certains animaux qui se présente comme une sphère pleine de cellules (blastomères).

**mouvement amoeboïde** Un type de mouvement similaire à celui que pratiquent les amibes. L'endoplasme fluide (plasmasol) s'écoule dans la cellule vers l'avant et change d'état en ectoplasme visqueux (plasmagel) en atteignant l'extrémité du pseudopode. Du côté opposé de la cellule, l'ectoplasme passe à l'état d'endoplasme.

**mouvement en boucle** Le type de locomotion pratiqué par les sangsues et certaines larves d'insectes (chenilles par exemple), qui utilise alternativement des points d'attache temporaires pour aller de l'avant.

**mue** Le renouvellement périodique des plumes des oiseaux par élimination et remplacement. Chez les arthropodes et les invertébrés l'élimination de l'exosquelette ou d'un autre revêtement du corps est également appelée ecdysis. *Voir aussi* **ecdysis.**

**muscle cardiaque** Type spécialisé de tissu musculaire strié trouvé uniquement dans le cœur.

**muscle fibrillaire du vol** Muscle responsable du vol indirect de l'insecte. Une seule impulsion nerveuse entraîne plusieurs cycles de contraction et de relaxation de ce type de muscle.

**muscle lisse** Type de muscle qui tapisse la paroi des organes creux. Muscle viscéral. Muscle involontaire.

**muscle squelettique** Muscle constitué de cellules cylindriques multinucléées avec des striations bien visibles ; le muscle attaché au squelette de l'animal ; le muscle volontaire.

**mutualisme** Relation bénéfique entre membres de deux espèces. L'association est nécessaire aux deux espèces.

**mutations ponctuelles** Changements dans la structure d'un gène dus à l'addition, la délétion ou la substitution d'un ou plusieurs nucléotides.

**myéline** Matériel lipoprotéique qui forme une gaine qui entoure certaines fibres nerveuses.

**myofibrilles** Fibres contractiles à l'intérieur des cellules musculaires.

**myoglobine** Le pigment qui fixe l'oxygène présent dans le tissu musculaire.

**myomère** La plaque musculaire ou la partie du somite (métamère) qui se différencie en muscle volontaire (strié squelettique).

**myosine** La protéine qui, avec l'actine, est responsable de la contraction et de la relaxation musculaires.

**Myriapodes** Le sous-phylum des arthropodes caractérisés par un corps subdivisé en deux tagmes (tête et tronc) et des appendices uniramés.

# N

**naïade** Le stade larvaire aquatique de tout insecte hémimétabole.

**nématocyste** Une cnidie de cnidaire habituellement armée d'épines ou de barbes et contenant un venin qui est injecté dans la chair de la proie.

**Nématodes** Le phylum des aschelminthes dont les membres sont communément appelés vers ronds. Sont triblastiques, bilatériens, non segmentés et pseudocoelomates.

**Nématomorphes** Le phylum des aschelminthes communément appelés vers crins de cheval ou vers Gordiens.

**Némertiens** Le phylum dont les membres sont communément appelés vers à proboscis. Ce sont des vers allongés, aplatis vivant dans la vase et le sable marins. Triblastiques. Tube digestif complet avec anus. Système circulatoire clos.

**néo-Darwinisme** *Voir* **synthèse moderne**.

**néphridiopore** L'ouverture de la néphridie sur l'extérieur. Le pore excréteur des invertébrés.

**néphridie** L'organe excréteur et/ou osmorégulateur, tubulaire, des embryons et des adultes de beaucoup d'invertébrés.

**néphron** L'unité fonctionnelle du rein d'un vertébré, comprenant un corpuscule rénal et un tubule rénal.

**nerf** Un faisceau de fibres nerveuses (axones des neurones ou cellules nerveuses) hors du système nerveux central. Elément structural du système nerveux périphérique (N.d.T).

**neurohormone** Un transmetteur chimique que produit le système nerveux. Est transféré par le courant sanguin ou d'autres fluides corporels vers les cellules cibles.

**neurolemmocyte** La cellule qui entoure une fibre d'un nerf périphérique et forme une gaine autour de la myéline. Auparavant appelée cellule de Schwann.

**neuromaste** La cellule ciliée mécanoréceptrice dans les puits du système de la ligne latérale. Détecte les courants d'eau et les mouvements d'autres animaux.

**neurone** Une cellule nerveuse qui comprend le corps cellulaire et ses prolongements. L'unité fonctionnelle fondamentale de communication du système nerveux.

**neurone ou nerf moteur (effecteur ou efférent)** Un neurone ou un nerf qui transmet les impulsions du système nerveux central à un effecteur, un muscle ou une glande par exemple.

**neurone ou nerf sensitif (afférent)** Un neurone ou un nerf qui conduit l'influx nerveux d'un organe récepteur au système nerveux central.

**neuropeptide** Une hormone (neurohormone) que produisent les cellules sécrétrices du tissu nerveux (cellules neurosécrétrices).

**neurotoxine** Une substance qui est toxique pour le tissu nerveux qu'elle peut détruire.

**neurotransmetteur** Substance chimique que l'extrémité terminale d'un axone sécrète et qui, soit stimule soit inhibe la contraction d'une fibre musculaire ou l'impulsion nerveuse dans un autre neurone.

**neurulation** Changements externes sur la surface dorsale d'un embryon de chordé qui marquent la mise en place du tube neural. Etape dans l'organogenèse du système nerveux.

**neutrophile** Un type de globule blanc du sang, à activité phagocytaire, avec

un noyau plurilobé et des granulations cytoplasmiques peu visibles.

**niche écologique** Le rôle d'un organisme dans une communauté.

**niveau de l'organe** Animaux dont les fonctions sont assurées par des organes qui ne sont pas organisés en systèmes.

**niveau du système** Organisation animale dans laquelle les fonctions sont assurées par des systèmes d'organes.

**niveau du tissu** Degré d'organisation dans laquelle les fonctions sont assurées par des ensembles de cellules différenciées qui ne constituent pas des organes. Niveau d'organisation des cnidaires (N.d.T).

**niveau trophique** Le niveau qu'occupe un organisme dans la chaîne alimentaire d'un écosystème. Les plantes vertes et d'autres organismes se situent aux niveaux trophiques des producteurs. Les animaux se situent aux niveaux des consommateurs.

**nocicepteur** Un récepteur sensoriel qui répond aux stimuli dangereux. Produit une sensation de douleur.

**nœuds** Points de branchement dans les arbres phylogénétiques, qui représentent les ancêtres des molécules, des individus, des populations ou des espèces.

**nœuds de Ranvier** Des constrictions des fibres nerveuses myélinisées, régulièrement espacées, où la gaine de myéline est interrompue et l'axone enfermé dans des prolongements de la gaine cellulaire. Aussi appelés *nœuds neurofibrillaires*.

**nœuds neurofibrillaires** Intervalles réguliers dans la gaine de myéline qui entoure une fibre. Auparavant appelé nœud ou étranglement de Ranvier.

**nomenclature** La désignation des organismes en fonction de leurs relations évolutives.

**nomenclature binomiale (ou binominale)** Un système de dénomination dans lequel chaque catégorie d'organisme a un nom en deux parties : nom de genre et nom d'espèce.

**non disjonction** L'absence de séparation des chromosomes homologues à l'issue de la méiose. Le résultat en est des gamètes à qui manquent un chromosome ou qui ont un chromosome supplémentaire.

**norépinéphrine (noradrénaline)** Un neurotransmetteur type catécholamine libéré par les extrémités de certaines fibres nerveuses. C'est aussi l'hormone émise par la médulla adrénale.

**notochorde** Une structure de soutien en forme de tige qui court le long de la ligne sagittale dorsale de toutes les larves de chordés et de beaucoup d'adultes.

**noyau** 1. Le noyau cellulaire. L'organite limité par une double membrane ou enveloppe nucléaire et contenant les chromosomes et un ou plusieurs nucléoles. Le centre de contrôle génétique de la cellule eucaryote. 2. Les corps cellulaires de neurones dans le système nerveux central. 3. L'élément central d'un atome renfermant protons et neutrons.

**noyaux préoptiques** Groupes de neurones dans l'hypothalamus qui sécrètent différents neuropeptides (hormones).

**nuages d'électrons** La distribution des électrons dans l'espace autour du noyau de l'atome.

**nucléole** Une petite structure à l'intérieur du noyau au niveau de laquelle l'ARN ribosomal est synthétisé et les sous unités ribosomales assemblées.

**nucléosome** Unité structurale de la fibre chromatinienne résultant de l'association d'ADN et de protéines histoniques.

**nucléotide** Un composé de la molécule d'acide nucléique renfermant un sucre, une base azotée et un groupement phosphate. Les nucléotides sont les monomères des acides nucléiques.

**numéro atomique** Une valeur égale au nombre de protons dans le noyau d'un atome. Il diffère pour chaque élément.

**nutrition** L'étude des sources, actions et interactions des aliments. L'étude des aliments et de leur utilisation dans les régimes et la thérapie.

**nutrition liquide** Le fait d'avoir une nourriture liquide. (L'animal est un liquidivore N.d.T). Les consommateurs de ce type comprennent certains parasites, les sangsues, les tiques, les mites et quelques crustacés.

**nymphe** Le stade immature d'un insecte paurométabole (Arthropode). Ressemble à l'adulte mais n'est pas mature sexuellement et n'a pas encore d'ailes.

# O

**ocelle** Un organe photorécepteur simple ou tache oculaire de beaucoup d'invertébrés. Un petit groupe de cellules photoréceptrices.

**Odontophore** La structure cartilagineuse qui supporte la radula des mollusques.

**œil camérulaire complexe** Le type d'organe visuel trouvé chez les calmars et les pieuvres.

**œil composé** Un œil formé de l'association de beaucoup de systèmes à lentille individuels (ommatidies). Présent chez la plupart des arthropodes.

**œil médian (pariétal)** Un photorécepteur localisé dorsalement au milieu de la tête des reptiles. Il est associé à l'épithalamus.

**œil pariétal.** *Voir* **œil médian**

**œsophage** L'organe qui assure le passage et le lien entre le pharynx et l'estomac.

**œstrus** La période de réceptivité sexuelle, limitée et récurrente, des femelles de mammifères autres que les primates, marquée par des envies sexuelles intenses. Aussi connu comme « étant en chaleur ».

**œufs amictiques** Œufs produits par les femelles de rotifères. Diploïdes, ne pouvant être fécondés, ils se développent directement en femelles amictiques.

**œuf amniotique** L'œuf des reptiles, oiseaux et mammifères. Son développement met en place des membranes (annexes) extraembryonnaires qui empêchent la dessiccation, stockent les déchets et assurent les échanges gazeux. Ces adaptations ont permis aux vertébrés d'envahir les habitats terrestres.

**œufs mictiques** Œufs haploïdes des rotifères. S'il n'est pas fécondé, l'œuf se développe parthénogénétiquement en mâle. S'il est fécondé, il sécrète une coque résistante, entre en dormance et éclôt au printemps pour donner une femelle amictique.

**olfaction** L'acte de sentir. Le sens de l'odorat.

**Oligochètes** La sous-classe des annélides dont les membres sont caractérisés par la présence d'un petit nombre de soies et l'absence de parapodes. Monoïques avec développement direct. Le ver de terre (*Lumbricus)* et *tubifex*.

**ommatidie** L'unité sensorielle d'un œil composé d'arthropode.

**omnivore** Qui vit aux dépens des plantes et des animaux. Un animal qui consomme des plantes et d'autres animaux.

**oncosphère** La larve de ténia enfermée dans une enveloppe embryonnaire et armée de six crochets et de cils. Se transforme en coracidium une fois libérée dans l'eau.

**oncomiracidium** Larve ciliée d'un monogène.

**ongle** La plaque cornée sur la surface dorsale de l'extrémité distale du doigt ou de l'orteil.

**Onychophores** Un phylum d'animaux terrestres pourvus de 14 à 43 paires de pattes non articulées,de papilles orales et de deux longues antennes. Les onychophores vivent dans les zones tropicales

humides . Leur ancêtre peut avoir été une forme de transition évolutive entre les annélides et les arthropodes. Vers de velours ou vers marcheurs (péripates).

**organe ampullaire** Un récepteur qui détecte les courants électriques. Les électrorécepteurs sont présents chez la plupart des poissons, quelques amphibiens et l'ornithorynque (platypus). *Voir aussi* **électrorécepteur.**

**organes tympaniques (tympanaux)** Récepteurs auditifs localisés dans l'abdomen ou les pattes de certains insectes.

**organe voméronasal** *Voir* **organe (voméronasal ) de Jacobson.**

**ovogenèse** Le processus de formation du gamète femelle ou ovule.

**Opalines** Le sous-phylum des protozoaires dont les membres sont de forme cylindrique et couverts de cils. Exemples : *Opalina, Zelleriella.*

**opercule** Un couvercle. 1. Le couvercle d'une chambre branchiale de poisson osseux (Chordé). 2. Le couvercle du pore génital d'une limule (Mérostome, Arthropode). 3. Le couvercle qui ferme l'ouverture de la coquille d'un escargot (Gastéropode, Mollusque).

**Ophiurides** La classe des échinodermes dont la base des bras est nettement séparée du disque central et dont les pieds ambulacraires sont dépourvus de disques de succion. Etoiles cassantes.

**opisthaptor** Organe postérieur d'attachement d'un monogène.

**opisthosoma** La région du corps d'un arthropode chélicérate qui contient les organes digestifs, reproducteurs, excréteurs et respiratoires.

**oral** En relation avec la bouche. L'extrémité de l'animal qui renferme la bouche.

**ordre** Le niveau de classification entre la classe et la famille.

**organe** Une structure formée de plusieurs tissus et qui assure une fonction définie.

**organe de Ruffini** Récepteur sensoriel de la peau qui serait sensible à la pression de toucher, à la position et au mouvement. Aussi appelé *corpuscule de Ruffini.*

**organe en fossette** Récepteur des radiations infrarouges (chaleur) sur la tête de certains serpents (vipères à fossettes).

**organisation cellulaire** En rapport avec les organites qui composent la cellule ; une structure organisée de la cellule.

**organisation protoplasmique** Organismes dont les fonctions sont assurées dans les limites d'une seule cellule.

**organisation unicellulaire** La forme de vie dans laquelle toutes les fonctions se réalisent dans l'espace cellulaire délimité par la membrane plasmique. Les membres du règne des Protistes ont une telle organisation. Aussi appelée *organisation cytoplasmique*.

**organite** Un territoire de la cellule qui accomplit une fonction spécifique. Un compartiment limité par une membrane.

**osmoconforme** Un organisme dont les fluides corporels ont la même ou à peu près la même pression osmotique que le milieu aquatique environnant. Un organisme marin qui n'utilise pas d'énergie dans l'osmorégulation.

**osmolarité** Une mesure des propriétés osmotiques d'une solution, exprimée en osmoles.

**osmorégulation** Le maintien de l'osmolarité par un organisme ou une cellule par rapport au milieu environnant.

**osmose** Flux net d'eau à travers une membrane à perméabilité sélective et entraîné par une différence dans la concentration des solutions situées de part et d'autre.

**ovaire** L'organe reproducteur primaire d'une femelle. Organe de production des ovules.

**ovipare** Organismes qui pondent, c'est-à dire déposent les œufs qui se développent hors du corps de la femelle.

**ovipositeur** Appendice abdominal modifié chez certaines femelles d'insectes (Arthropodes), utilisé pour déposer les œufs sur ou dans le substratum.

**ovovivipares** Organismes dont les œufs se développent dans le tractus génital de la femelle mais dont les embryons sont nourris par le vitellus stocké.

**ovulation** Expulsion d'un ovule (gamète femelle) d'un follicule ovarien mûr et de l'ovaire.

**oxyhémoglobine** L'hémoglobine combinée à l'oxygène.

# P

**paedomorphose** Acquisition de la maturité sexuelle par des formes larvaires.

**palatin secondaire** Une plaque osseuse qui sépare les cavités orale et nasale des mammifères et de certains reptiles.

**paléontologie** L'étude des premières formes de vie apparues sur terre.

**palpe labial** 1. Appendice chimiosensoriel porté par le labium des insectes (Arthropodes). 2. Un des lobes qui entourent la bouche des mollusques bivalves et qui dirigent la nourriture vers celle-ci.

**pancréas** Organe glandulaire dans la cavité abdominale et sous l'estomac qui sécrète des hormones et des enzymes digestives.

**papules** *Voir* **branchies dermiques.**

**parabronches** Les fins tubes aérifères du poumon d'un oiseau, qui conduisent aux capillaires aériens où s'effectuent les échanges entre l'air et le sang.

**parapodes** Expansions latérales paires de chaque métamère des polychètes (Annélides). Interviennent dans la nage, la reptation et le fouissage.

**parasitisme** Une relation entre deux espèces dans laquelle l'une (le parasite) vit aux dépens de l'autre (l'hôte).

**parasympathique** Composante du système nerveux autonome qui émerge du cerveau et de la région sacrée de la moelle épinière.

**parenchyme** La masse spongieuse de cellules mésenchymateuses qui remplit les espaces autour des viscères, des muscles et entre les épithéliums des animaux acoelomates. Selon les espèces, le parenchyme peut assurer un soutien squelettique, le stockage des aliments, le déplacement, être une réserve de cellules de régénération, le transport de matériel, les interactions structurales avec les autres tissus, jouer un rôle dans la morphogenèse, le stockage de l'oxygène et d'autres fonctions qui sont à déterminer.

**parthénogenèse** Une forme modifiée de reproduction sexuée dans laquelle le gamète femelle se développe en l'absence de fécondation. Exemples : abeilles, guêpes, certains lézards et quelques autres animaux.

**parturition** Le processus de la naissance.

**Pauropodes** Une classe d'arthropodes à corps de petite taille, mou, divisé en 11 segments et avec 9 paires de pattes.

**peau** Le tégument d'un vertébré, comprenant l'épiderme et le derme, reposant sur un tissu sous-cutané.

**pédicellaires** Des structures ayant la forme de pinces trouvées dans la paroi de beaucoup d'échinodermes. Impliquées dans le nettoyage et la défense.

**pédipalpes** La seconde paire d'appendices des arthropodes chélicérates. Ces appendices ont une fonction sensorielle.

**pellicule** Une enveloppe fine et généralement non cellulaire qui recouvre le corps d'un animal (par exemple, la pellicule protectrice et de soutien des protistes située juste au-dessous de la membrane plasmique. Peut être membranaire ou cytosquelettique.

**pennes (plumes)** Plumes fortement liées les unes aux autres créant les surfaces aérodynamiques des oiseaux. Elles se composent d'un axe rigide ou rachis sur lequel s'insèrent des barbes. Elles sont de

deux types, plumes de vol (rémiges) et plumes de contour.

**Pentastomides** Un phylum de vers endoparasites, localisés dans les poumons ou les voies de passage nasales des vertébrés carnivores. Vers de langue.

**période réfractaire** Période qui suit une stimulation pendant laquelle un neurone ou une cellule musculaire ne peut plus répondre à un stimulus.

**péristaltisme** Vagues rythmiques de contractions des muscles pariétaux de divers organes tubulaires qui assurent la progression du matériel qu'ils contiennent.

**péristomium** Le segment du corps d'un annélide qui entoure la bouche.

**péritoine (péritonéum)** La membrane séreuse qui limite la cavité abdominale.

**perméabilité sélective** La capacité de la membrane plasmique de ne laisser passer que certaines substances.

**peroxysome** Un microbody qui joue un rôle important dans la dégradation du peroxyde d'hydrogène catalysée par la catalase.

**petit intestin (intestin grêle)** La partie du tube digestif qui comprend le duodénum, le jéjunum et l'iléon.

**Pétromyzontidés** La classe de Pétromyzontomorphes caractérisés par une bouche en ventouse pourvue de dents et d'une langue râpeuse, de sept paires de fentes branchiales et de sacs olfactifs aveugles. Les lamproies.

**Pétromyzontomorphes** La superclasse de poissons pourvus d'une large bouche à aspect de ventouse, renforcée par du cartilage. Arcs branchiaux à processus épineux. *Voir* **Pétromyzontidés**.

**phagocytose** Le processus (endocytose) par lequel la cellule internalise des bactéries, des protéines étrangères, des macromolécules, et d'autres cellules et les digèrent. La cellule mange.

**phagolysosome** L'organite qui résulte de la fusion d'un lysosome et d'une vésicule de phagocytose (phagosome).

**pharynx** La voie de passage postérieure à la bouche commune aux systèmes respiratoire et digestif.

**phasmide** La cupule sensorielle située de chaque côté et près de l'extrémité de la queue des nématodes de la classe des Secernentea (auparavant les Phasmides).

**phénotype** L'expression qui résulte de l'interaction d'une ou plusieurs paires de gènes avec l'environnement.

**phéromone** Une substance synthétisée et libérée à l'extérieur du corps d'un organisme, qui est perçue (par l'odeur notamment) par un autre organisme de la même espèce qui réagit en adoptant un comportement spécifique.

**phonorécepteur** Une terminaison nerveuse spécialisée qui répond au son.

**Phoronidien** Un phylum d'animaux marins dont les membres vivent en permanence dans des tubes chitineux, sur des substrats meubles (vase, sable) ou solides. Ils capturent la nourriture par un lophophore antérieur constitué de deux anneaux parallèles de longs tentacules.

**photorécepteur** Très généralement une terminaison nerveuse sensible à l'énergie lumineuse.

**phylogénie** Les relations évolutives entre les espèces.

**phylum** Le niveau de classification entre le règne et la classe. Les membres sont considérés comme formant un groupe monophylétique donc dérivés d'un ancêtre commun unique et exclusif.

**physiologie** La branche de la science qui traite des fonctions des organismes vivants.

**pieds en tubes ou pieds ambulacraires** Projections musculaires des systèmes aquifères des échinodermes utilisées pour la locomotion, les échanges gazeux, la nutrition et la fixation.

**pie-mère** La méninge la plus interne qui est directement au contact du cerveau et de la moelle épinière.

**pigments respiratoires** Composés organiques qui renferment un atome de cuivre ou de fer auquel se lie l'oxygène.

**pinacocyte** Cellule aplatie du revêtement externe des porifères.

**pinocytose** La cellule qui boit. L'internalisation de liquide et de solutés au moyen de petites vésicules. Un type d'endocytose.

**placenta** Structure par laquelle le fœtus d'un être humain ou d'un animal est attaché à la paroi utérine de la mère et à travers laquelle il est nourri.

**placide** Plaque sur la surface du corps des kinorynques.

**Placozoaires** Un phylum d'animaux marins, de petite taille et aplatis qui se nourrissent en formant une cavité digestive temporaire. Exemple : *Trichoplax adherans*.

**plage de tolérance** L'étendue des variations d'un paramètre du milieu qui reste compatible avec la vie d'un organisme.

**plage optimale** Une série de valeurs de la condition d'un environnement qui est la plus favorable à la survie et la reproduction d'un organisme.

**planctonique** Définit les petits organismes qui flottent passivement ou dérivent dans une masse d'eau.

**Plantes** Un des cinq grands règnes du vivant. Organismes eucaryotes et multicellulaires, pourvus de parois cellulaires rigides et de chloroplastes.

**planula** Larve ciliée, libre et nageuse de la plupart des cnidaires. Elle provient d'un processus de reproduction sexuée et se métamorphose en polype.

**plaque incubatrice** La région dépourvue de plumes que les oiseaux utilisent pour incuber les œufs.

**plasma** La phase liquide du sang circulant qui contient les éléments figurés (cellules) et de nombreuses substances dissoutes.

**plasmocyte (cellule plasmatique)** Un lymphocyte B différencié, principalement impliqué dans la synthèse et la sécrétion d'anticorps (anticorps circulants). Sa durée de vie est de 5 à 7 jours.

**plastron** La partie ventrale de la carapace d'une tortue (voir N.d.T). Est formé par les os de la ceinture pectorale et des os dermiques.

**plaquette** Fragment de cytoplasme formé dans la moelle osseuse et intervenant dans la coagulation du sang. Appelé aussi *thrombocyte*.

**Plat(y) helminthes** Le phylum des vers plats. Bilatériens acoelomates.

**plumes de contour** Plumes qui recouvrent le corps, les ailes et la queue d'un oiseau. Les plumes de contour constituent les surfaces portantes de vol et sont responsables des couleurs du plumage.

**plumes de vol** Plumes situées à la pointe et sur le bord de fuite de l'aile d'un oiseau. Elles sont asymétriques avec de longues barbes d'un côté du rachis.

**plumules** Plumes à rachis réduit auquel est attachée une touffe fine de barbes avec barbules. Les plumules comprennent les plumes de duvet, isolantes.

**pneumostome** L'ouverture externe du poumon des escargots terrestres et des limaces (Gastropodes Pulmonés).

**Pogonophores** Un groupe d'annélides polychètes présent dans les océans du monde. Vivent dans des tubes sécrétés, de nature chitineuse, dans des eaux froides à des profondeurs supérieures à 100 m. N'ont pas de bouche ni de tube digestif. Absorbent les nutriments à travers la paroi du corps et utilisent les apports de bactéries symbiotiques. Vers à barbe.

**poil (cheveu)** La structure filamenteuse kératinisée de la peau des mammifères. Le poil est un phanère (N.d.T).

**pôle animal** La région supérieure de l'œuf fécondé qui contient moins de vitellus

que le pôle opposé et qui est métaboliquement plus active.

**pôle végétatif** Le pôle inférieur, le plus bas d'un œuf. Généralement plus lourd et dense que le pôle animal parce qu'il renferme plus de vitellus.

**polyandre** Qui a plus d'un partenaire sexuel mâle. La polyandrie est avantageuse lorsque la nourriture est présente en grandes quantités mais, à cause de la prédation ou d'autres facteurs, les chances de survie des jeunes sont faibles.

**Polychètes** La classe d'annélides dont les membres sont principalement marins et caractérisés par une tête bien individualisée qui porte des yeux et des tentacules et un corps segmenté pourvu de parapodes. Les parapodes ont de nombreuses soies. Exemples : *Nereis*, *Arenicola*.

**polygyne** Qui a plus d'un partenaire sexuel femelle. La polygynie a tendance à se manifester chez les espèces dont les jeunes, à la naissance ou l'éclosion, sont relativement indépendants.

**polymorphisme balancé** Situation dans laquelle différentes expressions phénotypiques sont maintenues à une fréquence relativement stable dans une population.

**polype** Le stade fixé, habituellement asexué, des cnidaires.

**polyphylétique** *Voir* **groupe polyphylétique.**

**Polyplacophores** La classe des mollusques dont les membres sont allongés, aplatis dorso-ventralement et ont une coquille faite de huit plaques dorsales.

**polyploïdie** Ayant plus de deux jeux de chromosomes (3N, 4N, et plus).

**pompe ATPase sodium-potassium** Le mécanisme de transport actif qui concentre les ions sodium à l'extérieur de la membrane plasmique et les ions potassium à l'intérieur.

**pompe buccale** Le mécanisme de ventilation pulmonaire des amphibiens. Les muscles de la bouche et du pharynx créent une pression positive pour forcer l'air dans les poumons.

**pont** La région du tronc cérébral antérieure à la moelle allongée et postérieure au midbrain.

**pool génique (de gènes)** La somme de tous les gènes dans une population.

**population** Un groupe d'individus de la même espèce qui occupe une zone donnée au même moment et qui partagent un jeu unique de gènes.

**Porifères** Le phylum animal dont les membres sont sessiles, asymétriques ou de symétrie radiaire. Le corps est organisé autour d'un système de canaux aquifères et de chambres. Les cellules ne sont pas agencées en tissus ou organes. Les éponges.

**porocytes** Cellules tubulaires de la paroi du corps des éponges délimitant un canal aqueux s'ouvrant dans une chambre intérieure.

**potentiel d'action** Variation de la charge électrique de la membrane d'une cellule nerveuse excitée par un stimulus dont l'intensité dépasse un seuil (supraliminaire).

**potentiel biotique** La capacité d'une population de croître au maximum. Aussi appelé *taux intrinsèque de croissance*.

**potentiel gradué** Un changement du potentiel de membrane, d'amplitude et de durée variables, qui est conduit décrémentionnellement et n'a pas de valeur seuil ni de période réfractaire.

**potentiel membranaire de repos** La différence de potentiel qui résulte de la séparation de charges le long de la membrane plasmique d'un neurone ou d'une autre cellule excitable. La différence de voltage entre les deux faces de la membrane plasmique.

**poumon** Un organe du système respiratoire dans lequel l'échange de gaz s'effectue entre les fluides corporels (le sang par exemple) et l'air.

**poumon (des pulmonés)** L'organe respiratoire des Pulmonés- escargots terrestres et limaces.

**poumon « en livre »** Modification de l'exosquelette d'un arthropode en une série de plaques internes formant une surface pour les échanges de gaz entre l'hémolymphe et l'air. Trouvé chez les araignées.

**préadaptation** Situation dans laquelle une structure ou un processus présent chez les individus d'une espèce leur assure un succès reproducteur quand ils rencontrent de nouvelles conditions environnementales.

**précoce** Qui manifeste un haut degré d'autonomie à l'éclosion ou à la naissance.

**prédation** Le comportement dans lequel les éléments essentiels pour la vie d'un organisme sont apportés par la consommation et la destruction d'organismes appartenant à d'autres espèces. L'ingestion d'une proie par un prédateur pour sa fourniture en énergie et en nutriments.

**préformation** L'idée erronée que les gamètes contiennent les versions miniaturisées de tous les éléments présents chez l'adulte.

**pression de mutation** Une mesure de la tendance à un changement des fréquences alléliques à travers les mutations.

**pression de sélection** L'intervention de la sélection naturelle. Celle-ci intervient chaque fois que des génotypes ont une valeur sélective supérieure à celle d'autres.

**pression diastolique** La pression sanguine mesurée dans l'intervalle qui sépare les battements. C'est la deuxième valeur dans la lecture de la pression artérielle.

**pression sanguine** La force (énergie) avec laquelle le sang pousse sur les parois des vaisseaux sanguins et circule à travers le corps lorsque le cœur se contracte.

**pression systolique** La pression sanguine la plus élevée atteinte lors de l'éjection ventriculaire. C'est la première valeur de la mesure de la pression artérielle.

**Priapulides** Le phylum d'aschelminthes communément appelés priapulides.

**Primates** L'ordre des mammifères qui comprend les êtres humains, les singes, les apes, les lémuriens et les tarsiers.

**principe de l'assortiment indépendant** Une des observations de Mendel sur le comportement des unités héréditaires (gènes) durant la formation des gamètes. L'interprétation moderne de ce principe est que la répartition des gènes dans les gamètes est indépendante d'une paire de chromosomes homologues à une autre.

**principe de la ségrégation** Une des observations de Mendel sur le comportement des unités héréditaires (gènes) durant la formation des gamètes. L'interprétation moderne de ce principe est que les gènes sont présents sous la forme de paires d'allèles et que, durant la méiose, les allèles sont répartis dans des cellules séparées.

**principe de l'exclusion compétitive** Principe selon lequel deux espèces à niches écologiques identiques ne peuvent pas coexister.

**procaryote** Une cellule qui n'a pas de noyau ni d'autres organites. Bactéries et Archés.

**procaryotique.** *Voir* **procaryote**.

**producteur primaire** Organisme autotrophe c'est-à-dire capable de synthétiser ses propres molécules organiques complexes à partir des composés inorganiques ($CO_2$, $H_2O$) fournis par l'environnement.

**production primaire** La quantité totale d'énergie convertie en composés organiques, dans une zone donnée et par unité de temps.

**proglottis** Un anneau du strobile d'un ténia qui renferme un jeu complet (mâle et femelle) d'organes reproducteurs.

**pronéphros** L'organe rénal le plus antérieur des vertébrés. Il n'est fonctionnel que chez les larves d'amphibiens et de

poissons et les myxines adultes. Est vestigial chez les embryons de mammifères.

**prophase** Le stade de la mitose durant lequel les chromosomes deviennent bien visibles au microscope. Ils sont condensés mais pas encore attachés au fuseau mitotique.

**proportion de loci polymorphes** Une quantification de la variation génétique dans une population. Les populations qui ont un nombre plus élevé de loci à plus d'un allèle ont de plus hauts niveaux de variation.

**propriocepteur** Une terminaison nerveuse sensorielle qui donne un information concernant les mouvements et les positions du corps. Ils sont principalement localisés dans les muscles, les tendons, le labyrinthe de l'oreille des mammifères et les membranes articulaires des arthropodes.

**prosoma** Le tagme sensoriel, nutritif et locomoteur des arthropodes chélicérates.

**prostate** Glande située autour de l'urètre mâle, sous la vessie urinaire, dont les sécrétions s'ajoutent à celle du fluide séminal durant l'éjaculation.

**prostomium** Un lobe situé en avant de la bouche, trouvé chez les Annélides.

**protandre** La condition d'un organisme monoïque (hermaphrodite) chez lequel les gonades mâles mûrissent avant les gonades femelles. Cela évite l'auto-fécondation.

**prothorax** Le premier des trois segments thoraciques d'un insecte. Il porte généralement la première paire de pattes locomotrices.

**Protistes** Le règne des organismes eucaryotes unicellulaires ou coloniaux.

**protistologie** L'étude des protistes.

**protogyne.** Organisme hermaphrodite chez lequel les gondes femelles maturent avant les gonades mâles.

**protonéphridie** L'organe osmorégulateur ou excréteur primitif composé d'un tubule dont l'extrémité interne est coiffée d'une cellule-flamme ou d'un solénocyte. L'unité d'un système à cellule-flamme. Les protonéphridies sont spécialisées dans l'ultrafiltration.

**protoplasmique** Fait référence à la matière vivante. La substance vivante organisée ; cytoplasme et nucléoplasme d'une cellule.

**protopodite** L'article basal d'un appendice biramé de crustacé.

**protostomien** Animal chez lequel le blastopore devient la bouche. Caractérisé souvent par une larve trochophore, un coelome formé par schizocoelie et un clivage spiral de l'œuf.

**protostyle** Une masse mucoïde qui tourne sur elle-même, par laquelle la nourriture progresse dans le tube digestif d'un gastéropode (phylum des Mollusques).

**Protozoaires** Un groupe comprenant les organismes les plus simples appelés protistes.

**protistologiste** Une personne qui étudie les protistes.

**proximal** Vers le point d'attache d'une structure chez un animal (par exemple la hanche est proximale au genou).

**pseudocoele** *Voir* **pseudocoelome.**

**pseudocoelome** Une cavité corporelle entre le mésoderme et l'endoderme. A pour origine la cavité blastocoelienne qui persiste et qui n'est pas limitée par le péritoine (péritonéum).

**pseudocoelomate** Animaux qui ont un pseudocoelome, comme les aschelminthes.

**pseudopodes** Extensions cytoplasmiques temporaires des amibes et des cellules amoeboïdes impliquées dans la nutrition et dans locomotion.

**psychologie comparée** Etude des bases génétiques, neurales et hormonales du comportement animal.

**Ptérobranches** La classe des hémichordés dont les membres sont dépourvus de fentes branchiales et ont deux ou plus de deux bras. Coloniaux, vivant protégés par un test externe sécrété.

**puparium** L'étui qui protège la pupe et qui correspond à l'exosquelette non éliminé du dernier stade larvaire.

**pupe** Un stade immature, qui ne se nourrit pas, dans le cycle de vie des insectes holométaboles. Période pendant laquelle les changements importants de la métamorphose se déroulent et transforment la larve en adulte ou imago.

**purine** Un composé organique azoté qui entre dans la structure de l'ADN et de l'ARN. L'acide urique dérive aussi de purines.

**Pycnogonides** La classe d'arthropodes chélicérates dont les membres ont un abdomen réduit et quatre à six paires de pattes locomotrices. Sont dépourvus de structures excrétrices et respiratoires spécialisées. Araignées de mer.

**pygostyle** Les dernières vertèbres caudales soudées d'un oiseau. Support des plumes de la queue jouant le rôle de gouvernail pour le vol.

**pyrénoïde** Partie du chloroplaste qui synthétise et stocke les polysaccharides.

**pyrimidine** Composé organique azoté qui entre dans la structure des nucléotides, éléments constitutifs de l'ADN et de l'ARN.

# Q

**queue postanale** La partie du corps postérieure à l'anus. Une des quatre caractéristiques qui définissent les chordés.

# R

**radiation** Une forme d'énergie qui inclut la lumière visible, la lumière ultraviolette et les rayons X. Moyen par lequel la chaleur du corps est perdue sous la forme de rayons infrarouges.

**radiation adaptative** Changement évolutif qui se traduit par l'apparition de nouvelles caractéristiques à partir d'une forme ancestrale, généralement en réponse à l'ouverture de nouveaux habitats.

**radula** La structure râpeuse de la plupart des mollusques, en forme de langue et utilisée pour racler la nourriture. Composée de minuscules dents chitineuses et qui se déplace sur un odontophore cartilagineux.

**rangées de peignes** Rangées de cils formant les structures locomotrices des cténophores.

**ratio génotypique** Les nombres relatifs d'individus d'une descendance représentatifs de chacun des génotypes.

**ratio phénotypique** Les nombres relatifs de descendants de chaque catégorie phénotypique dans la génération issue d'un croisement.

**réaction de désamination** Réaction dans laquelle un groupement aminé, -NH2, est enzymatiquement enlevé d'un composé.

**réceptacle séminal** Une structure du système reproducteur femelle qui met en réserve les spermatozoïdes reçus au cours de la copulation (chez de nombreux insectes et des annélides).

**récepteur de la douleur** Terminaison sensorielle modifiée qui, une fois stimulée, procure la sensation de douleur.

**récepteur tactile (toucher)** Un récepteur sensoriel de la peau qui détecte une pression légère. Auparavant appelé corpuscule de Meissner.

**récessif** Un gène (allèle) dont l'expression est masquée lorsqu'il est en présence d'un gène (allèle) dominant. Pour qu'un gène récessif soit exprimé dans le phénotype, les deux allèles récessifs doivent être présents dans le génotype (état homozygote).

**récif corallien** Association de coraux rocheux et d'algues qui constitue l'un des écosystèmes les plus productifs dans le monde.

**recombinaison génétique** Crossing-over. Source majeure de variation génétique dans une population ou dans une espèce donnée.

**rédie** La larve d'un trématode digénien produite par reproduction asexuée à l'intérieur d'un miracidium, d'un sporocyste ou d'une rédie-mère.

**réflexe de plongée** Le réflexe qu'ont certains animaux de rester sous l'eau pendant de longues durées.

**régions hétérochromatiques** Qui renferment des gènes inactifs. Les régions inactives des chromosomes sont hétérochromatiques.

**règne** Le niveau de classification situé au-dessus du phylum. La classification traditionnelle comprend cinq règnes : Monères, Protistes, Fungi (Champignons), Plantes et Animaux. Des preuves fournies par les études de biologie moléculaire suggèrent qu'ils ne sont pas des lignages monophylétiques.

**Rémipèdes** Une classe de crustacés dont les membres ont un tronc constitué de trente segments porteurs d'appendices biramés identiques. Une espèce connue qui vit, notamment, dans les grottes des Bahamas.

**rénette** Une structure excrétrice des nématodes.

**repolarisation** Le rétablissement de la polarité, particulièrement le retour au potentiel membranaire de repos après la dépolarisation.

**reproduction asexuée** Sans sexe, non sexuée ; en l'absence de partenaire sexuel. Reproduction d'un organisme sans production ni fusion de gamètes, par fission, par bourgeonnement ou toute autre méthode ne mettant pas en jeu des gamètes.

**reproduction sexuée** La génération d'une nouvelle cellule ou d'un organisme par fusion de deux cellules haploïdes de telle sorte que les gènes hérités proviennent des deux parents.

**reptation ciliaire** Le moyen principal de locomotion des némertiens.

**Reptiles** La classe de vertébrés dont les membres ont la peau sèche avec des écailles épidermiques et des œufs amniotiques qui se développent dans les environnements terrestres. Serpents, lézards et alligators.

**réseau alimentaire (trophique)** Une succession d'organismes à travers laquelle l'énergie est transférée dans un écosystème. Plutôt que d'être linéaire, un réseau est une interconnection complexe des voies d'écoulement du flux d'énergie.

**réseau nerveux** Un plexus diffus bi-dimensionnel de neurones bi ou multipolaires présent chez les cnidaires. L'organisation la plus simple des système nerveux d'invertébrés.

**résiline** La protéine élastique des membranes articulaires des pattes de certains arthropodes qui stocke l'énergie et intervient dans le saut.

**résistance environnementale** Les contraintes que le climat, la nourriture, l'espace et d'autres facteurs environnementaux exercent sur une population.

**respiration aérobie (ique)** *Voir* **respiration cellulaire.**

**respiration bimodale** La capacité d'un organisme d'échanger les gaz respiratoires simultanément avec l'air et l'eau, utilisant des poumons dans le premier cas et des branchies dans le second.

**respiration buccopharyngée** La diffusion des gaz à travers les bordures humides de la bouche et du pharynx chez les amphibiens.

**respiration cellulaire** Le processus au cours duquel de l'énergie est libérée par les composés organiques au sein de la cellule. Le processus qui, après la phase anaérobie de la glycolyse, comprend le cycle de Krebs, la chaîne de transport des électrons et la chimiosynthèse (phase aérobie).

**respiration cutanée** Echange des gaz à travers les surfaces fines et humides de la peau. Encore appelée *échanges cutanés ou échanges tégumentaires*.

**rete mirabile** Un réseau de petits vaisseaux sanguins arrangé de telle sorte que le sang entrant circule à contre-courant du sang sortant, rendant ainsi possible un échange efficace de chaleur ou de gaz entre les deux. Un agencement à contre-courant des capillaires artériels et veineux.

**réticulum endoplasmique (RE)** Organite cytoplasmique composé d'un système interconnecté de tubules membraneux et de vésicules. Le réticulum endoplasmique rugueux (REG) a des ribosomes attachés sur la face cytoplasmique de la membrane, le réticulum lisse (REL) n'en a pas. Le REG est impliqué dans la synthèse des protéines, le lisse dans celle des lipides.

**réticulopodes** Des pseudopodes ramifiés et jointifs qui forment un réseau et dont l'axe contient des microtubules.

**rhabdite** Une structure en forme de bâtonnet dans les cellules de l'épiderme ou du parenchyme sous-jacent de certains turbellariés, qui est déchargé dans les sécrétions muqueuses, en réponse à une tentative de prédation ou à la dessiccation.

**rhodopsine** Pigment sensible à la lumière des bâtonnets rétiniens. Pourpre rétinien.

**rhopalie** Une structure sensorielle sur le bord de l'ombrelle des méduses scyphozoaires. (phylum des Cnidaires). Elle comprend un statocyste et un photorécepteur.

**rhynchocoele** Chez les némertiens, la cavité coelomique remplie de liquide dans laquelle se loge le proboscis introverti.

**ribosome** Un organite cytoplasmique composé de protéines et d'ARN et qui intervient dans la synthèse des protéines.

**ribozyme** Un ARN enzyme, un ARN catalytique.

**Rotifères** Le phylum des aschelminthes dont les membres possèdent une corona ciliée autour de la bouche. Pharynx musculaire avec des mâchoires (mastax). Cuticule non chitineuse. Parthénogenèse commune. Espèces d'eau douce et marines.

**rumen** Le premier estomac d'un animal ruminant. Aussi appelé *panse*.

**rythmes circadiens** Cycles quotidiens d'activité. Les rythmes circadiens sont généralement basés sur la photopériode.

# S

**sacs pneumatiques** Sacs remplis de gaz, formés par l'œsophage ou une autre partie du tractus digestif des poissons. Interviennent dans le contrôle de la flottabilité (vessies natatoires) ou les échanges gazeux (poumons).

**sac vitellin (ou vésicule vitelline)** La réserve vitelline nutritive entourée de ses membranes. C'est une annexe extra-embryonnaire trouvée chez les embryons de reptiles, d'oiseaux et des mammifères protothériens.

**salive** La sécrétion qui contient des enzymes des glandes salivaires.

**sang** Un type de tissu conjonctif dont la matrice liquide, appelée plasma, contient des cellules en suspension. Le fluide qui circule à travers le cœur, dans les artères, les capillaires et les veines.

**sarcolemme** La membrane plasmique d'une fibre musculaire.

**sarcomère** L'unité contractile d'une myofibrille. Les unités répétées délimitées par les stries Z le long d'une myofibrille.

**Sarcoptérygiens** La classe des poissons osseux caractérisés par des nageoires paires pourvues d'un lobe musculaire, des sacs pneumatiques qui jouent le rôle de poumons, et un atrium et un ventricule cardiaques partiellement divisés. Les

dipneustes et les coelacanthes (poissons à nageoires lobées).

**scalide** Un jeu d'épines complexes trouvé chez les kinorynques, les loricifères, les priapuliens et les larves de nématomorphes. Impliqué dans des fonctions diverses, sensorielle, locomotrice, de capture de la nourriture ou de pénétration.

**Scaphopodes** Une classe de mollusques dont les membres ont une coquille tubulaire ouverte aux deux extrémités. Possèdent des tentacules mais pas de tête individualisée. Exemple : *Dentalium*.

**schizogonie** Une forme de fission (reproduction asexuée) impliquant de multiples divisions nucléaires et la formation de nombreux individus à partir de l'organisme parental. Observée dans le phylum des Apicomplexés. *Voir aussi* **fission multiple** et **mérogonie.**

**scolex** L'organe d'attachement ou le crampon d'un ténia, généralement considéré comme son extrémité antérieure. Utilisé pour se fixer à l'hôte.

**scrotum** Une poche de peau qui entoure les testicules.

**scyphistome** Le polype d'un scyphozoaire (phylum des Cnidaires). Se développe à partir d'une planula et produit des éphyrules par bourgeonnement.

**Scyphozoaires** Une classe de cnidaires qui regroupent les grandes méduses. Les gamètes ont une origine gastrodermique et sont libérés dans la cavité gastrovasculaire. Des nématocystes sont présents dans l'épithélium gastrodermique. Les polypes sont de petite taille. Exemple : *Aurelia*.

**sebum** Sécrétion huileuse des glandes sébacées.

**Secernentea** La classe des nématodes nommée auparavant classe des Phasmides. Exemples : *Ascaris*, *Enterobius*, *Necator*, *Wuchereria*.

**segmentation** 1. Chez beaucoup d'espèces animales, une succession d'unités corporelles qui sont extérieurement semblables ou différentes les unes des autres. 2. Le mouvement oscillatoire arrière-avant dans le petit intestin qui mélange les nutriments aux sécrétions digestives et augmente l'efficacité de l'absorption.

**Seisonidés** Une classe de rotifères dont les membres sont commensaux des crustacés. Corps de grande taille et allongé avec corona arrondie. Exemple : *Seison*.

**sélection de l'habitat** Le choix du lieu de vie par un animal. Il dépend de l'interaction entre des facteurs physiologiques et psychologiques.

**sélection de parentèle** *Voir aussi* **altruisme** L'idée selon laquelle la sélection naturelle qui agit sur des animaux apparentés peut affecter la valeur sélective d'un individu. Quand des gènes sont communs à des animaux apparentés, la valeur sélective d'un individu dépend des gènes que l'individu transmet et des gènes communs que les apparentés transmettent. La sélection de parentèle est sensée expliquer comment l'altruisme peut évoluer dans une population.

**sélection directionnelle** Sélection naturelle qui intervient quand les individus d'un phénotype extrême ont un avantage sur les individus qui ont des phénotypes plus communs.

**sélection disruptive** Sélection naturelle qui intervient quand les individus qui ont le phénotype le plus commun sont désavantagés. Produit des sous-populations contrastées, divergentes.

**sélection naturelle** La théorie conçue par Charles Darwin et Alfred Wallace qui donne une interprétation de la façon dont les changements évolutifs interviennent. L'idée que certains individus, dans une population, présentent des modifications qui les rendent moins aptes à survivre et / ou se reproduire. Leurs gènes ont donc moins de chances d'être transmis dans la génération suivante ce qui entraîne un changement dans la population (l'évolution est engagée).

**sélection sexuelle** Variation dans le succès reproductif qui intervient quand les individus n'ont pas les mêmes chances de trouver des partenaires. Elle résulte souvent de la présence de structures particulières utilisées dans les combats entre mâles comme les bois ou les cornes ou d'ornementation qui attirent les individus de sexe opposé comme les plumes caudales très colorées des paons.

**sélection stabilisante** Sélection naturelle qui se traduit par le déclin des phénotypes extrêmes d'une série phénotypique. Il en résulte un rétrécissement de la série.

**semence** La sécrétion épaisse, blanchâtre des organes reproducteurs du mâle ; contient les spermatozoïdes et les sécrétions de la prostate, des vésicules séminales et d'autres glandes et conduits. Le fluide qui contient les spermatozoïdes.

**sensilles** Des modifications de l'exosquelette des arthropodes qui, avec des cellules nerveuses associées, constituent des récepteurs sensoriels.

**sere** La succession des communautés dans un écosystème . De la communauté pionnière à la communauté du climax.

**sérum** La partie liquide du sang coagulé. Le plasma et ses protéines à l'exception du fibrinogène.

**sillon ambulacraire** Le sillon sur toute la longueur de la surface orale du bras d'une étoile de mer. Les sillons ambulacraires contiennent les pieds en tube ou pieds ambulacraires.

**sillons nourriciers** Gouttières ciliées le long des bordures dorsale et ventrale des branchies des mollusques bivalves. Ces sillons transportent les particules alimentaires filtrées par les branchies vers les palpes labiaux et la bouche.

**siphon** Une structure tubulaire par laquelle le fluide s'écoule. Les siphons de certains mollusques assurent les courants d'eau (entrée et sortie) dans la cavité palléale.

**Sipuncles** Un groupe de vers protostomiens qui fouissent dans les substrats meubles de tous les océans. Une longueur qui varie de 2 mm à 75 cm. Vers cacahuètes.

**société** Un groupe stable d'individus de la même espèce au sein duquel des liens coopératifs sont maintenus.

**sociobiologie** L'étude de l'évolution du comportement social.

**soies** 1. Les structures qui ressemblent à des poils (mais, attention, qui n'en sont pas !) d'un exosquelette d'arthropode, ancrées dans une poche membraneuse. Le déplacement d'une soie initie une impulsion nerveuse dans une cellule associée. 2. Structures de même aspect trouvées sur les parapodes des annélides polychètes et du corps des oligochètes. Aussi appelées **chètes.**

**somites** Epaississements pairs, séparés, individualisés sur les côtés d'un embryon de vertébré et provenant de la segmentation du mésoderme.

**sommeil hivernal** Une période d'inactivité au cours de laquelle la température reste à peu à la valeur normale et l'animal peut facilement se réveiller.

**sonar** ou **biosonar** Un système qui utilise les sons à des fréquences soniques ou ultrasoniques pour détecter et localiser les objets.

**spéciation** Le processus par lequel deux ou plusieurs espèces se forment à partir d'une espèce ancestrale.

**spéciation allopatrique** Spéciation qui intervient dans des populations séparées par des barrières géographiques.

**spéciation parapatrique** Spéciation qui se déroule dans des populations locales, de faible effectif, appelées dèmes.

**spéciation sympatrique** Spéciation qui intervient dans des populations qui se chevauchent.

**spermatogenèse** La production des spermatozoïdes.

**spermatophores** Des capsules contenant le sperme qu'un mâle peut déposer sur le substrat et que la femelle récupère ou que le mâle transfère directement à la femelle.

**sphincter** Un muscle en anneau qui réduit ou ferme un orifice naturel.

**spicules** Eléments squelettiques sécrétés par certaines cellules mésenchymateuses de la paroi d'une éponge. Sont constitués de carbonate de calcium ou de silice.

**spiracle** Une ouverture pour la ventilation. Le (s) orifice(s) du système trachéal d'un arthropode ou la fente située en arrière des yeux d'un requin ou d'une raie.

**spongine** Une protéine fibreuse qui constitue le réseau squelettique de certaines éponges.

**sporocyste** 1. Un stade de développement d'un protozoaire sporozoaire. 2. Stade asexué du développement de certains trématodes digèniens qui provient du miracidium et qui donne les rédies.

**sporocystes fils** Chez les trématodes digéniens, les groupes de cellules embryonnaires qui se développent dans les sporocystes et desquels dériveront les rédies.

**sporogonie** Fission multiple qui produit des sporozoïtes après la formation du zygote. Intervient dans la classe des sporozoaires.

**squelette appendiculaire** Les os des membres antérieurs et postérieurs. Inclut les ceintures scapulaire et pelvienne.

**squelette axial** Portion du squelette qui soutient et protège les organes de la tête, du cou et du tronc.

**squelette hydraulique** L'utilisation du fluide corporel, dans les systèmes circulatoires ouverts, comme soutien et élément qui facilite le mouvement. La contraction des muscles dans une partie du corps chasse le liquide dans un espace éloigné entraînant l'allongement de la région concernée ou sa turgescence.

**squelette hydrostatique** L'utilisation des fluides qui remplissent les cavités du corps et emprisonnés par les parois, pour assurer de soutien (par exemple le squelette hydrostatique des nématodes et des annélides). Aussi appelé *hydrosquelette*.

**stade séral** Un stade de la succession de communautés dans un écosystème.

**statocyste** L'organe d'équilibration de beaucoup d'invertébrés. Il comprend généralement une cavité remplie de liquide dont la paroi renferme des cellules à cils sensoriels et une masse minérale appelée statolithe. Le déplacement du statolithe stimule les cils et permet à l'animal de s'orienter par rapport à la gravité.

**statolithe** *Voir* **statocyste.**

**stéroïde** Une substance lipidique dont les molécules sont structurées autour de quatre cycles complexes d'atomes de carbone et d'hydrogène. Les exemples sont l'œstrogène, le cholestérol et la testostérone.

**stigma** 1. La masse de granules rouge brillant trouvée chez certains protozoaires flagellés (*Euglena*) qui protège le photorécepteur. 2. Le spiracle de certains arthropodes terrestres.

**stimulus** Toute forme d'énergie qu'un animal peut détecter avec ses récepteurs.

**stratégie de lutte des osmolytes** Un osmolyte (ion) qui contrarie et neutralise l'effet d'un autre.

**strobile** La chaîne de proglottis qui constitue le corps des ténias adultes.

**structure des âges** Proportion d'une population qui se répartit dans les classes préreproductive, reproductive et postreproductive.

**structures vestigiales** Structures qui n'ont pas de fonction apparente chez les animaux mais dérivent de structures qui étaient fonctionnelles chez les ancêtres. Sont des preuves de la réalité du changement macroévolutif.

**stylet cristallin** Une structure en forme de bâtonnet , composée de protéines, présente dans le tractus digestif d'un bivalve (Mollusque) et prend appui sur un bouclier gastrique, tourne sur elle-même et libère des enzymes.

**succession** La succession des types de communautés qui jalonnent la maturation d'un écosystème.

**supérieur** Au-dessus d'un point de référence (par exemple le cou est supérieur à la poitrine chez les êtres humains).

**surface portante** Une surface, comme celle des ailes, qui provoque l'ascension en utilisant les courants d'air qui la traversent.

**suspensivore** Un type de comportement alimentaire où l'animal extrait sa nourriture à partir des particules en suspension dans l'eau environnante grâce à des structures de capture, de piégeage ou de filtration. Exemples : vers sédentaires et balanes. Autre désignation, **microphagie**.

**sycon** Une forme du corps des éponges dans laquelle les choanocytes limitent les canaux radiaires.

**symbiogenèse** L'émergence de différentes espèces pour produire de nouvelles formes évolutives de vie.

**symbiose** Une relation intime entre deux espèces, l'hôte et le symbionte, normalement à bénéfices réciproques. Doit être distinguée du mutualisme, du commensalisme et du parasitisme.

**symétrie** Un arrangement équilibré de parties similaires de chaque côté d'un point commun ou d'un axe.

**symétrie bilatérale** Une forme de symétrie dans laquelle un plan médian sagittal divise l'organisme en deux moitiés images en miroir l'une de l'autre. La symétrie bilatérale est caractéristique des animaux qui se déplacent activement et qui ont une extrémité antérieure (tête) et une extrémité postérieure (queue) bien définies.

**symétrie pentaradiaire** La symétrie radiaire des échinodermes dans laquelle les parties du corps sont disposées selon cinq rayons autour de l'axe oral-aboral.

**symétrie radiale (radiaire)** Une forme de symétrie dans laquelle tout plan passant par l'axe oral-aboral divise l'animal en parties symétriques, images en miroir l'une de l'autre.

**sympathique (orthosympathique)** Composante du système nerveux autonome qui émerge des régions thoracique et lombaire de la moelle épinière. Aussi appelée *division thoraco-lombaire*.

**Symphiles** Une classe d'arthropodes dont les membres ont deux longues antennes, 10 à 12 paires de pattes et un corps qui ressemble à celui des centipèdes. Occupants du sol et de la litière.

**symplésiomorphies** Caractères taxonomiques qui sont partagés par tous les membres d'un groupe d'organismes. Ces caractères révèlent une origine ancestrale commune mais ne peuvent pas être utilisés pour décrire les relations à l'intérieur du groupe.

**symport** Un transporteur protéique qui assure le passage de deux molécules ou ions dans la même direction à travers la membrane plasmique ; aussi connu comme *cotransport*.

**synapomorphies** Caractères qui sont apparus dans un groupe après sa divergence d'un ancêtre commun. Les synapomorphies témoignent de degrés de parenté à l'intérieur du groupe. Aussi appelés *caractères dérivés partagés*.

**synapse** La jonction entre l'extrémité de l'axone d'un neurone et la dendrite ou le corps cellulaire d'un autre neurone ou d'une cellule effectrice.

**synapse chimique** Une synapse où les neurotransmetteurs libérés par un neurone diffusent dans un espace étroit pour influencer l'activité d'un second neurone (ou d'une cellule de type différent, musculaire par exemple N.d.T).

**synapse électrique** Une synapse dans laquelle les courants locaux résultant de l'activité électrique s'écoulent entre deux neurones à travers les jonctions gap qui les relient.

**synapsis** L'appariement des deux chromosomes d'une paire d'homologues, sur toute leur longueur, au cours de la première division méiotique.

**synsacrum** La pièce osseuse d'un oiseau qui résulte de la fusion des vertèbres thoraciques postérieures, de toutes les vertèbres lombaires et sacrées et des premières vertèbres caudales. Participe au maintien de la position du corps au cours du vol.

**synthèse moderne** Une combinaison des principes de la génétique des populations et de la théorie Darwinienne de l'évolution. *Voir néo-Darwinisme*.

**syrinx** L'appareil vocal d'un oiseau. Localisé près du point où la trachée se divise en deux bronches.

**systématique** L'étude de la classification et de la phylogénie des organismes.

**systématique évolutive** L'étude de la classification et des relations évolutives entre animaux. Les sytématiciens de l'évolution tentent de reconstruire les voies évolutives empruntées par les animaux à partir d'une origine ancestrale commune en se basant sur les ressemblances.

**systématique phylogénétique** L'étude des relations phylogénétiques entre organismes dans laquelle est faite la différence entre les similarités (ressemblances) vraies (homologies) et fausses (homoplasies). Cladistique.

**système aquifère (vasculaire aquifère)** Une série de canaux remplis d'eau et de pieds en tube (pieds ambulacraires) chez les échinodermes. Joue un rôle clef dans la locomotion, le rassemblement de la nourriture et l'attachement.

**système cardiovasculaire** *Voir* **système circulatoire.**

**système circulatoire** En rapport avec la circulation.

**système circulatoire clos** Système circulatoire d'un animal (vertébré par exemple) dans lequel le sang est confiné dans les vaisseaux tout le long de son trajet.

**système circulatoire ouvert** Système circulatoire des insectes et d'autres invertébrés dans lequel le liquide circulant n'est pas confiné dans des vaisseaux sur une grande partie de son trajet. Il baigne les tissus en se répandant dans des sinus.

**système cytomembranaire ou endomembranaire** Les organites fonctionnant comme un système pour modifier, empaqueter et distribuer les protéines et les lipides nouvellement synthétisés. Réticulum endoplasmique, appareil de Golgi, lysosomes et une variété de vésicules et vacuoles en sont les composants.

**système d'organes** Un ensemble d'organes interconnectés et interdépendants dans la réalisation d'une fonction qu'aucun d'entre eux ne pourrait assurer seul.

**système hémal** Bandes de tissus trouvés chez les échinodermes. La fonction du système hémal est incertaine. Il pourrait intervenir dans le transport des grandes molécules ou des coelomocytes qui phagocytent des particules de déchets présentes à l'intérieur du corps.

**système nerveux central** L'ensemble formé, chez un vertébré, par le cerveau (encéphale) et la moelle épinière.

**système nerveux involontaire (viscéral ou autonome)** Stimule la musculature lisse et cardiaque ainsi que les glandes du corps.

**système nerveux périphérique** L'ensemble formé par les nerfs et les ganglions situés à l'extérieur du cerveau et de la moelle épinière.

**système nerveux volontaire (somatique)** La composante du système nerveux qui commande les muscles squelettiques.

**système neuroendocrine** Une combinaison des systèmes nerveux et endocrine.

**système trachéal** *Voir* **trachées.**

**systole** Phase du cycle cardiaque durant laquelle la paroi musculaire d'une chambre se contracte. *Voir aussi* **pression systolique.**

# T

**tagmatisation** La spécialisation des régions du corps d'un animal métamérisé dans la réalisation de fonctions définies. La tête d'un arthropode est spécialisée pour les fonctions de nutrition et sensorielle, le thorax pour la locomotion et l'abdomen pour les fonctions viscérales.

**tampon** Une substance qui peut réagir avec un acide fort ou une base forte pour former un acide ou une base plus faible et ainsi compenser un changement de pH. Un tampon accepte des ions H+ de solutions ou leur en cède.

**Tardigrades** Un phylum d'animaux qui vivent dans les sédiments d'eau douce ou marins et dans les films d'eau sur les lichens terrestres et les mousses. Possèdent quatre paires de pattes non articulées et une cuticule protéique. Les ours d'eau.

**taux intrinsèque de croissance.** *Voir* **potentiel biotique.**

**taxie** Le mouvement d'un organisme dans une direction particulière en réponse à un stimulus de l'environnement.

**taxon** Un groupe d'organismes génétiquement (évolutivement) apparentés.

**taxonomie** La description des espèces et la classification des organismes en groupes qui reflètent leurs relations évolutives. *Voir aussi* **systématique phylogénétique, systématique évolutive,taxonomie numérique** et **systématique.**

**taxonomie numérique** Un système de classification qui ne tente pas de faire la distinction entre les similarités vraies et fausses.

**tectonique des plaques** L'étude du mouvement des plaques de la croûte terrestre. Ces mouvements sont appelés *dérive des continents*.

**tégument** La couche épithéliale externe recouvrant le corps des cestodes, des trématodes et des acanthocéphales. L'enveloppe du corps (la peau des vertébrés par exemple).

**télophase** Stade de la mitose durant laquelle les cellules filles s'individualisent. Les deux jeux de chromosomes séparés se décondensent et les enveloppes nucléaires se reconstituent.

**tendon** La masse en forme de cordon ou de bande, faite de tissu conjonctif fibreux, qui relie un muscle à un os ou à un autre muscle.

**Tentaculata** La classe de cténophores à tentacules qui peuvent se rétracter dans des gaines. Exemple : *Pleurobranchia*.

**Terminaisons nerveuses sensorielles libres** Terminaisons sensorielles sensibles à la douleur.

**test** Une coquille ou une enveloppe externe dure recouverte par du cytoplasme ou un tissu vivant.

**testicule** Organe reproducteur primaire d'un mâle. Organe génital qui produit les spermatozoïdes.

**testostérone** Hormone sexuelle mâle sécrétée par les cellules interstitielles du testicule.

**tétrade** Une paire de chromosomes homologues à l'issue de la synapsis (prophase I de la méiose).Une tétrade correspond à quatre chromatides.

**tétrapode** Le terme taxonomique qui désigne les représentants actuels des amphibiens, des reptiles, des oiseaux et des mammifères et leur plus proche ancêtre commun.

**thalamus** Une masse ovale de substance grise dans le diencéphale qui est une zone de relais sensoriel.

**Thaliacés** Une classe d'urochordés dont les membres sont planctoniques. Les adultes sont dépourvus de queue et forment des colonies qui ont la forme d'un manchon cylindrique. Des ouvertures orale et atriale se situent aux extrémités opposées du tunicier. Des courants d'eau sont produits par les contractions musculaires de la paroi du corps et provoquent une propulsion lente par faible jet d'eau.
**Thécostracés** La sous-classe des crustacés maxillopodes qui inclut les balanes.
**théorème (loi) de Hardy-Weinberg** Théorème qui postule que la fréquence des gènes dans une population ne change pas d'une génération à l'autre si certaines conditions sont respectées.
**théorie de l'évolution par la sélection naturelle**. Une théorie conçue par Charles Darwin et Alfred Russell Wallace expliquant la façon dont l'évolution s'installe. *Voir aussi* **sélection naturelle**.
**théorie endosymbiotique** L'idée selon laquelle les cellules eucaryotes auraient évolué à partir de grandes cellules procaryotes qui auraient phagocyté des bactéries libres à l'origine des mitochondries et des chloroplastes.
**thermoconforme (eur)** Qui se conforme à la température du milieu environnant.
**thermogenèse** La production métabolique de la chaleur par la contraction musculaire ou par les réactions qui se déroulent dans le tissu adipeux brun.
**thermogenèse de frisson** Génération de la chaleur par le frisson.
**thermogenèse non frissonnante** Le déclenchement hormonal de la production de chaleur. Un processus thermogénique dans lequel les systèmes enzymatiques du métabolisme des lipides sont activés, dégradant et oxydant les acides gras avec production de chaleur.
**thermorécepteur** Un récepteur sensoriel stimulé par les changements de température. Un récepteur à la chaleur.
**thermorégulation** Régulation de la chaleur. Elle implique les systèmes nerveux, endocrine, respiratoire et circulatoire chez les animaux supérieurs.
**thrombocyte** *Voir* **plaquette.**
**thymus (glande)** Une masse de tissu lymphoïde, aplatie, sans conduit, située derrière le sommet du sternum. Est le site de maturation et d'acquisition de l'immunocompétence des lymphocytes T.
**tissu** Un groupe de cellules similaires spécialisées dans la réalisation d'une fonction déterminée.
**tissu adipeux** Tissu de stockage des lipides.
**tissu chloragogène** Cellules recouvrant le vaisseau dorsal et le tube digestif des annélides. Assure la synthèse du glycogène et des lipides ainsi que celle de l'urée.
**tissu chromaffine** Cellules endocriniennes spécialisées localisées près des reins de nombreux vertébrés. Produit différentes hormones stéroïdes.
**tissu conjonctif** Un type de tissu qui se présente sous différentes formes, tissu osseux, tissu cartilagineux et des tissus fibreux variés. Le tissu conjonctif est un tissu de liaison et de soutien.
**tissu conjonctif fibreux** Tissu constitué de paquets denses de fibres (comme dans les tendons et les ligaments).
**tissu conjonctif lâche** Le type de tissu dont la matrice renferme, entremêlées, des fibres épaisses et flexibles de collagène et des fibres d'élastine, fines et réticulées.
**tissu épithélial** La couverture cellulaire des surfaces externe et interne du corps. Les cellules sont jointes par des molécules adhésives. Les épithéliums sont classés en différents types en fonction du nombre de couches de cellules et de la forme des cellules superficielles.
**tissu musculaire** Le type de tissu qui permet le mouvement. Les trois tissus de ce type sont le squelettique, le lisse et le cardiaque. Tissu composé de faisceaux de cellules allongées appelées fibres musculaires.
**tissu nerveux** Le type de tissu constitué de cellules individualisées appelées neurones et de cellules de soutien ou cellules neurogliales.
**tonicité** L'état de tension d'un tissu. Dans la physiologie des fluides, l'équivalent de la pression osmotique effective.
**tornaria** Le stade larvaire cilié d'un ver à gland (classe des Entéropneustes, phylum des Hémichordés).
**torpeur** Un état de dormance caractérisé par une faible chute du taux de métabolisme et de la température du corps.
**torpeur journalière** Etat d'engourdissement dont certains animaux font l'expérience. Période d'inactivité normalement induite par le froid. Observée chez de nombreux ectothermes mais aussi chez des endothermes. Terme souvent utilisé pour décrire l'état physiologique spécifique des endothermes chez lesquels la température du corps et le taux de métabolisme baissent selon un rythme circadien.
**torsion** La rotation de la masse viscérale au début du développement d'un mollusque gastéropode ramenant en avant l'ouverture de la cavité palléale et provoquant l'enroulement des cordons nerveux et du tractus digestif.
**trachée** Les petits tubes qui transportent l'air entré par les spiracles dans tout le corps d'un arthropode. Les trachées sont des invaginations tégumentaires en partie bordées par l'exosquelette.
**tractus** Le nom qui désigne également les faisceaux de fibres nerveuses du système nerveux central.
**tractus (tube) digestif complet** Les structures de base du tube digestif avec cavité buccale, pharynx, œsophage, estomac, petit intestin, gros intestin, rectum et anus / cloaque.
**transcription** La synthèse d'un ARN à partir d'une matrice d'ADN.
**transducteur** Un récepteur qui transforme une forme d'énergie en une autre.
**transgénique** Un animal qui s'est développé à partir d'une cellule qui a reçu un gène étranger.
**transpiration** Sudation. La fonction de sécréter de la sueur.
**transport actif** Mouvement de molécules à travers la membrane cellulaire qui requiert l'énergie de l'ATP. Le processus intervient lorsqu'il s'effectue à l'encontre d'un gradient de concentration avec l'aide de transporteurs de nature protéique.
**transport de masse** Le mouvement d'un fluide ou de gaz d'une région à haute pression vers une région à basse pression.
**Trématodes** Une classe des plathelminthes dont tous les représentants sont parasites. Différents dispositifs de fixation. Cycles de vie compliqués impliquant à la fois modes de reproduction asexué et sexué.
**trichinose** Une pathologie résultant de l'infection par des larves de *Trichinella spiralis* (Nématode) après avoir mangé de la viande mal cuite. Caractérisée par des douleurs musculaires, de la fièvre, des oedèmes et d'autres symptômes.
**trichocyste** Une structure protectrice dans l'ectoplasme de certains ciliés. Un organite déchargeable, en forme de bouteille, présent dans la pellicule de ces ciliés.
**trichomonose** Une maladie sexuellement transmissible causée par le protozoaire parasite *trichomonas vaginalis*.
**Trilobitomorphes** Le sous-phylum des arthropodes dont les membres ont un corps divisé en trois lobes longitudinaux. Tête, thorax et abdomen sont présents. Une paire d'antennes et des appendices biramés. Groupe entièrement éteint.
**tri(plo)blastiques** Animaux dont les parties du corps sont organisées en couches dérivées des trois feuillets embryonnaires : ectoderme, mésoderme

et endoderme. Les plat(y)-helminthes et tous les coelomates sont tri(plo) blastiques.

**tube ou trompe de Fallope** *Voir* **tube utérin**.

**tube nerveux** Le cordon nerveux creux qui court médio-dorsalement sur toute la longueur des chordés. Une des quatre caractéristiques qui définissent les chordés. Porte le nom de *moelle épinière* chez les vertébrés adultes.

**tube utérin** Le tube qui conduit de l'ovaire à l'utérus et dans lequel chemine l'ovule ou l'œuf fécondé. Aussi appelé *tube ou trompe de Fallope*.

**tubules de Malpighi** Les tubules à extrémité aveugle excréteurs et osmorégulateurs reliés au tube digestif des insectes et de certains autres arthropodes. Ils éliminent les produits de déchets et forment l'urine.

**tubule (tube) séminifère** Le conduit mâle qui produit les spermatozoïdes.

**Turbellariés** La classe des plat(y)helminthes dont la plupart des membres mènent une vie libre et sont aquatiques. La surface externe est généralement ciliée. Prédateurs. Possèdent des rhabdites. Ont un proboscis extrovertible. Généralement hermaphrodites. Exemples : *Convoluta, Notoplana, Dugesia*.

## U

**umbo** La proéminence arrondie sur le bord antérieur de la charnière de la coquille d'un bivalve (Mollusque). La partie la plus ancienne de la coquille.

**uniformitarianisme** L'idée que les forces du vent, de la pluie, des rivières, des volcans, des soulèvements géologiques façonnent la terre aujourd'hui comme elles l'ont fait dans le passé.

**uniport** Transporteur protéique membranaire qui assure le passage transmembranaire d'un seul type de molécule ou d'ion.

**unité motrice** L'ensemble formé par un neurone moteur et les fibres musculaires qui lui sont associées.

**uretère** Le canal qui conduit l'urine du rein à la vessie.

**urètre** Le canal qui conduit l'urine de la vessie à l'extérieur.

**Urochordés** Le sous-phylum des chordés dont les membres ont, à l'état larvaire, les quatre caractéristiques des chordés. Les adultes sont sessiles ou planctoniques et protégés par une tunique qui contient de la cellulose. Ascidies ou tuniciers.

**urophyse** Une structure discrète de la moelle épinière de la région caudale du poisson qui produit des neuropeptides contrôlant l'équilibre hydro-minéral, la pression sanguine et les contractions de la musculature lisse.

**utérus** L'organe musculaire creux des femelles de mammifères dans la paroi duquel l'œuf fécondé en cours de clivage s'implante et l'embryon/fœtus en cours de développement est nourri.

## V

**vacuole** Tout espace (ou cavité) du protoplasme de la cellule qui est limité par une membrane. impliquée dans le stockage et la digestion de la nourriture ou dans l'expulsion de l'eau.

**vacuoles contractiles** Un organite qui, chez les protistes et quelques métazoaires inférieurs , collecte et expulse l'eau de manière cyclique afin d'assurer l'osmorégulation et un peu d'excrétion.

**vacuole d'égestion** Dans le cytoplasme d'un protiste, une vacuole limitée par une membrane et qui expulse les déchets.

**vacuole digestive** Un organite intracellulaire impliqué dans la digestion intracellulaire.

**vagin** Organe tubulaire qui conduit de l'utérus au vestibule du tractus génital femelle. Réceptacle du pénis au cours de la copulation.

**valves** 1. Dispositifs qui assurent le flux unidirectionnel des fluides le long des vaisseaux ou au niveau d'une chambre cardiaque. 2. Les deux moitiés d'une coquille de bivalve (Mollusque).

**vault** Un organite nouvellement décrit qui a la forme d'un tonnelet octogonal et qui jouerait le rôle de « cargo cellulaire ».

**veine** Un vaisseau qui transporte le sang des divers organes au cœur.

**ventilation bélier** Le mouvement d'eau à travers les branchies tandis que le poisson nage bouche ouverte.

**ventouse orale** La ventouse qui est à l'extrémité antérieure d'un ténia, d'une douve ou d'une sangsue.

**ventral** Le ventre d'un animal. Généralement la surface la plus basse. Synonyme de *antérieur* pour les animaux qui se déplacent à la verticale.

**Vertébrés** L'infraphylum des chordés dont les membres sont caractérisés par la présence de vertèbres cartilagineuses ou osseuses entourant le tube neural. Le squelette est modifié antérieurement en un crâne qui protège le cerveau.

**vésicule biliaire** Le réservoir de la bile, en forme de poire, situé sous le lobe droit du foie.

**vésicule séminale** 1. Une des deux glandes accessoires du tractus génital des mammifères mâles (phylum des Chordés). Elle sécrète le milieu liquide de l'éjaculat. 2. Une structure associée à l'appareil reproducteur mâle qui met en réserve les spermatozoïdes avant leur libération (chez les vers de terre – phylum des Annélides).

**vessie natatoire** Un sac rempli de gaz, localisé contre la paroi dorsale des poissons osseux. C'est une excroissance du tube digestif qui régule la flottabilité d'un poisson.

**vessie urinaire** L'organe de stockage de l'urine.

**vibrisse** Un poil long et raide, comme ceux présents autour du nez (museau) du chien ou du chat. Un senseur des stimuli mécaniques.

**villosité** Une petite projection digitiforme de la face interne de la paroi du petit intestin qui augmente la surface d'absorption.

**vitamine** Une substance organique autre que glucide, lipide ou protéine, qui est nécessaire pour le déroulement du métabolisme normal mais que le corps ne peut synthétiser en quantités suffisantes.

**vivipares** Organismes dont les œufs se développent dans les voies génitales de la mère qui nourrit les embryons.

**vol asynchrone** *Voir* **vol indirect**.

**vol direct (ou synchrone)** Type de vol d'un insecte dans lequel les muscles du vol agissent sur la base des ailes et une impulsion nerveuse génère un seul cycle de l'aile.

**vol indirect (asynchrone)** Vol de l'insecte qui résulte de l'activité de muscles agissant sur la paroi du corps. Les changements de forme du thorax sont à l'origine du mouvement des ailes. Une simple impulsion nerveuse entraîne plusieurs cycles des ailes.

**vol synchrone** *Voir* **vol direct**.

**vulve** Les organes génitaux externes de la femelle.

## Z

**zonite** L'une des unités qui divisent le corps d'un membre du phylum des Kinorynques.

**zooide** Le membre d'une colonie d'animaux, comme les colonies de cnidaires et d'ectoproctes, formé par bourgeonnement incomplet ou fission.

**zoologie** L'étude des animaux.

**zooxanthelles** Algues unicellulaires qui vivent en symbiose avec certains cnidaires. Elles sont à l'origine des dépôts de carbonate de calcium des constructions récifales.

**zygote** La cellule diploïde qui résulte de la fusion d'un ovule et d'un spermatozoïde. C'est la cellule-œuf fécondée.

# CRÉDITS PHOTOGRAPHIQUES

## CHAPITRE 1

Page de titre : © Purestock/PunchStock RF ; 1.1a : © Rob and Ann Simpson/Visuals Unlimited ; 1.1b : © Mark Smith/Photo Researchers ; 1.2 : Courtesy of Dr. Kazutaka Ota, University of Kyoto, Laboratory of Animal Ecology, Japan ; 1.5 : © Johan van de Koppel, Netherlands Institute of Ecology ; 1.6a : © Vol. 6/ PhotoDisc ; 1.6b : © Digital Vision/ PunchStock RF

## CHAPITRE 2

Page de titre : © The McGraw-Hill Companies, Inc./ Al Tesler, photographer ; 2.23 : © Don W. Fawcett/ Photo Researchers ; 2.24 : © K. G. Murti/Visuals Unlimited ; 2.25a : © Ed Reschke ; 2.25b-g : © The McGraw-Hill Companies, Inc./Al Tesler, photographer ; 2.25h : © Ed Reschke ; 2.25i-j : © The McGraw-Hill Companies, Inc./Al Telser, photographer ; 2.25k : © John Cunningham/Visuals Unlimited ; 2.25l-m : © The McGraw-Hill Companies, Inc./ Al Telser, photographer ; 2.25n : © Allen Bell/ Corbis RF ; 2.25o : © Ed Reschke ; 2.25p : © The McGraw-Hill Companies, Inc./ Dennis Strete, photographer ; 2.25q : © The McGraw-Hill Companies, Inc./Al Telser, photographer

## CHAPITRE 3

Page de titre : © The McGraw-Hill Companies, Inc./ Jeramia Ory, Ph.D. Figure adapted using coordinates from structure 1A35 in the Protein Data ; Box Fig. 3.1 : © Corbis RF

## CHAPITRE 4

Page de titre : © FAN Travelstock/Alamy RF ; 4.1 : © Corbis RF ; 4.2a : © The Natural History Museum, London ; 4.2b : © Staffan Widstrand/Corbis ; 4.3a : © Walt Anderson/ Visuals Unlimited ; 4.3b : © McGraw-Hill Companies, Inc./Barry Barker, Photographer ; 4.5a : © Brand X Pictures/ PunchStock RF ; 4.5b : © Photodisc/Getty RF ; 4.5c : © Nancy Dressel/iStock Photo ; 4.6 : © Corbis RF ; 4.7a&b : © Photodisc/Getty RF ; 4.9 : © SS Vol. 11/ PhotoDisc/Getty RF

## CHAPITRE 5

Page de titre : © PictureQuest RF ; 5.2a : © Vol. 44/ PhotoDisc/Getty RF ; 5.3 : © Comstock/PunchStock RF ; 5.4a : © Tim Davis/Photo Researchers ; 5.4b : © Peter Weimann/Animals Animals/Earth Scenes ; 5.6a&b : © Michael Tweedie/Photo Researchers ; 5.7 : © Margaret Marchaterre, Cornell University ; Box Fig. 5.1a : © Joe and Ann McDonald/Visuals Unlimited ; Box Fig. 5.1b : © Rob and Ann Simpson/Visuals Unlimited

## CHAPITRE 6

Page de titre 6 : © Corbis RF ; 6.4b : © Hugh Rose/Visuals Unlimited ; 6.5a : © James Urbach/ SuperStock ; 6.5b : © S. Maslowski/ Visuals Unlimited ; 6.5c : © Ron Austing/Photo Researchers ; 6.5d : © G. Ronald Austing/Photo Researchers ; 6.5e : © S. Maslowski/Visuals Unlimited ; 6.6 : © Vol. 44/PhotoDisc/Getty RF ; 6.7 : © Paul Oppler/Visuals Unlimited ; 6.9 : © Blanche C. Haning ; 6.14 : © Vol. 44/ PhotoDisc/Getty RF ; Box Fig. 6.2 : © William A. Dyer/Photo Researchers

## CHAPITRE 7

Page de titre : © Brand X Pictures/PunchStock RF ; 7.1 : Courtesy of Professor Reinhardt Kristensen, University of Coppenhagen, Denmark ; 7.7 : © McGraw-Hill Companies, Inc./Barry Barker, photographer ; 7.8 : © Diane Nelson ; Box Fig. 7.1 : © The Field Museum, GEO8087

## CHAPITRE 8

Page de titre : © PunchStock RF ; 8.1a : © Science VU/ E. White/Visuals Unlimited ; 8.1b : © M. Abbey/ Visuals Unlimited ; 8.1c : © A.M. Siegelman/Visuals Unlimited ; 8.1d : © David M. Phillips/Visuals Unlimited ; 8.4a-d : © Dennis Diener/ Visuals Unlimited ; 8.5 & 8.6 : © Science VU/ E. White/Visuals Unlimited ; 8.10a : © M. Abbey/ Visuals Unlimited ; 8.12 : © A.M. Siegelman/Visuals Unlimited ; 8.13a : © M. Schliwa/Visuals Unlimited ; 8.13b : © G. Shih, R. Kessel/Visuals Unlimited ; 8.14 : © David M. Phillips/Visuals Unlimited ; 8.16a : © Karl Aufdderheide/Visuals Unlimited ; 8.17 : © M. Abbey/Visuals Unlimited ; 8.18 : © Biophoto Associates/Photo Researchers ; 8.19 : © David J. Patterson, Marine Biology Lab, Woods Hole, MA

## CHAPITRE 9

Page de titre : © Elmer Frederick Fischer/Corbis RF ; 9.1a : © Comstock Images/PictureQuest RF ; 9.1b&c : © Diane Nelson ; 9.3a : © Nancy Sefton/Photo Researchers ; 9.3b : © Daniel W. Gotshall/Visuals Unlimited ; 9.5 : © Carolina Biological/Visuals Unlimited ; 9.7d : From De Vos, L., Rutzler, K., Boury-Esnault, N., Donadey, C. & Vacelet, J., 1991. Atlas of Sponge Morphology. Copyright © 1991 by the Smithsonian Institution. Reprinted by permission of the publisher ; 9.12a : © Carolina Biological/ Visuals Unlimited ; 9.13 : Image courtesy of J. Voight with support of the National Science Foundation ; 9.14a : © Edward Hodgson/Visuals Unlimited ; 9.14b : © Big Stock Photo ; 9.17 : © Neville Coleman/Visuals Unlimited ; 9.18a : © Daniel W. Gotshall/Visuals Unlimited ; 9.18b : © Heather Angel ; 9.21a : © Daniel W. Gotshall/ Visuals Unlimited ; 9.21b : © Mary Snyderman/ Visuals Unlimited ; 9.22a : © R. De Goursey/Visuals Unlimited ; Box Fig 9.1 : © McGraw-Hill Companies, Inc./Barry Barker, photographer ; Box Fig 9.2 : © Diane Nelson

## CHAPITRE 10

Page de titre : © Diane R. Nelson ; 10.1 © Dwight Kuhn ; 10.2 © Gary Robinson/Visuals Unlimited ; 10.18b : © Steve Gschmeissner/ SPL/Getty ; 10.21b : © Kjell Sandved/Butterfly Alphabet ; 10.23 : © Peter Funch, University of Aarhus

## CHAPITRE 11

Page de titre : © Frank & Joyce Burek/Getty RF ; 11.1 : © Brand X Pictures/PunchStock RF ; 11.4 : © Science VU/Visuals Unlimited ; 11.6a : © William J. Weber/ Visuals Unlimited ; 11.7a : © David Wrobel/Visuals Unlimited ; 11.7b : © Daniel W. Gotshall/Visuals Unlimited ; 11.7c : © Gerald & Buff Corsi/ Visuals Unlimited ; 11.13c : © Ed Reschke ; 11.14 : Courtesy of Dr. William Roston ; 11.15a : © Robert Myers/ Visuals Unlimited ; 11.15b : © Ken Lucas/ Visuals Unlimited ; 11.15c : © Daniel Wrobel/ Visuals Unlimited ; 11.16a : © Michael Aw/ Photodisc/Getty RF ; 11.16b : © Carl Roessler/ Animals Animals/Earth Scenes ; 11.18 : © Elmer Frederick/Corbis RF ; 11.20a : © Robert A. Ross ; 11.21 : © Kjell B. Sandved/ Photo Researchers ; 11.23 : © James Cutler/ Visuals Unlimited ; Box Fig. 11.2 : Courtesy of Kevin S. Cummins, Illinois Natural History Survey, Champaign, IL ; Box Fig 11.3 : © M.D. Barnhart, 1995

## CHAPITRE 12

Page de titre : Photographs courtesy of Dr. Simon Foale, ARC Centre of Excellence for Coral Reef Studies, James Cook University, Queensland, Australia ; 12.1a&b : Photographs courtesy of Dr. Simon Foale, ARC Centre of Excellence for Coral Reef Studies, James Cook University, Queensland, Australia ; 12.2 : © Marty Snyderman/Visuals Unlimited ; 12.4 : © R. De Goursey/Visuals Unlimited ; 12.18 : © Andrew J. Martinez/Photo Researchers ; 12.19 : © Al Giddings Images ; 12.20 : Courtesy Anja

Schulze, Dept. of Marine Biology, Texas A&M University at Galveston

## CHAPITRE 13

Page de titre : © Sharon Patton, University of Tennessee ; 13.1 : © Lauritz Jensen/Visuals Unlimited ; 13.2a © Science VU/AFIP/Visuals Unlimited ; 13.2b © R. Valentine/Visuals Unlimited ; 13.4 : © D. P. Wilson/FLPA/Photo Researchers ; 13.6b : © Lauritz Jensen/Visuals Unlimited ; 13.13a : © Steve Miller ; 13.13b : © Steve Miller ;

## CHAPITRE 14

Page de titre : © Diane R. Nelson ; 14.1 : © Melba Photo Agency/PunchStock RF ; 14.2 : Credit Rob King, photographer, Courtesy Australian Antarctic Division ; 14.4 : © McGraw-Hill Companies ; 14.6 : © James L. Amos/National Geographic/Getty ; 14.8a : © Francis Gophier/Photo Researchers ; 14.11a : © Digital Vision/Getty RF ; 14.12b : © Carol Wolfe, photographer ; 14.13 : © Science Photo Library/Getty RF ; 14.14 : © Ken Highfill/ Photo Researchers ; 14.15a : © S. Maslowski/ Visuals Unlimited ; 14.15b : © Larry Miller/ Photo Researchers ; 14.16 © Ed Reschke/Peter Arnold/ Getty ; 14.17 : © Last Refuge/Robert Harding World Imagery/Getty ; 14.18a : © R. Calentine/Visuals Unlimited ; 14.18b : © Scott Camazine/Photo Researchers ; 14.19 : © Heather Angel ; 14.21 : © Andrew J. Martinez/Photo Researchers ; 14.25a : © John Cunningham/ Visuals Unlimited ; 14.25b : © William Jorgensen/Visuals Unlimited ; 14.26a : © Ted Kinsman/ Photo Researchers ; 14.26b : © Alan Desbonnet/Visuals Unlimited ; Box Fig. 14.1 : © Jason Gunter ; 14.27 : © NHPA/Peter Parks/ Photoshot ; 14.28b : © Tom Stack/Tom Stack & Associates

## CHAPITRE 15

Page de titre : © Digital Vision/Getty RF ; 15.1 : © Patti Murray/Animals Animals/Earth Scenes ; 15.2a : © Bill Beatty/Visuals Unlimited ; 15.2b : © Glenn M. Oliver/Visuals Unlimited ; Box Fig 15.1 : © A. Rider/Photo Researchers ; 15.10a : © S. L. Flegler/ Visuals Unlimited ; 15.11a&b : © Thomas Eisner, Cornell University ; 15.15a : © Treat Davidson/ Photo Researchers ; 15.16 : Courtesy Jeffrey S. Pippen, Nicholas School of the Environment, Duke University ; 15.17 : Courtesy USDA, ARS, Scott Bauer photographer ; 15.18 : Courtesy Boris Hrasovec, Faculty of Forestry, Bugwood.org ; Box Fig 15.3 : © D. Morley/Photo Researchers ; Box Fig 15.4 : © Diane Nelson

## CHAPITRE 16

Page de titre : © Diane R. Nelson ; 16.1a : © Diane Nelson ; 16.2a : © Big Stock Photo ; 16.7 : Courtesy of the Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa, Alan M. Baker, photographer ; 16.8a : © Robert Dunne/ Photo Researchers ; 16.8b : © Harold W. Pratt/Biological Photo Service ; 16.10a : © C. McDaniel/Visuals Unlimited ; 16.10b : © Bruce Iverson/Visuals Unlimited ; 16.12 : © Daniel W. Gotshall/Visuals Unlimited ; Box Fig 16.2a : © Jonathan R. Green Images ; Box Fig 16.2b : Courtesy Hamel & Mercier (SEVE)

## CHAPITRE 17

Page de titre : © Diane R. Nelson ; 17.1 : © 2005 L. & L. Langstroth ; 17.6a : © William Jorgensen/ Visuals Unlimited ; 17.6b : © Daniel W. Gotshall/Visuals Unlimited

## CHAPITRE 18

Page de titre : © image100/PunchStock RF ; 18.1 : © Vol. 53/Corbis RF ; 18.3b : © The Natural History Museum, London ; 18.6 : © Russ Kinne/Photo Researchers ; 18.9a : © Creatas/ PunchStock RF ; 18.9b : © Daniel W. Gotshall/ Visuals Unlimited ; 18.9c : © Marty Snyderman/ Visuals Unlimited ; 18.10a : © Science Vu/ NOAA/Visuals Unlimited ; 18.11 : © John Cunningham/Visuals Unlimited ; 18.12 : © Peter Scoones/SPL/Photo Researchers ; 18.13a&b : © Patrice Ceisel/ Visuals Unlimited ; 18.14a : © R. De Grousey/ Visuals Unlimited ; 18.14b : © Vol. 6/PhotoDisc/ Getty RF ; 18.14c : © Vol. 64/Corbis RF ; 18.16b : © Fred Hossler/Visuals Unlimited ; 18.18 : © Tom McHugh/Photo Researchers ; 18.19 : © Daniel W. Gotshall/Visuals Unlimited ; Box fig 18.2 :
© NEBRASKAland Magazine/Nebraska Game and Parks Commission ; 18.21 : © Vol. 6/Corbis RF ; 18.22 : © Shubin Lab/University of Chicago

## CHAPITRE 19

Page de titre : © MedioImages/SuperStock RFRF ; 19.1 : © Joe McDonald Visuals Unlimited ; 19.4 : © Tom McHugh/Photo Researchers ; 19.5 : © John Cunningham/ Visuals Unlimited ; 19.6a&b : © Dwight Kuhn ; 19.6c : © Joel Arrington/ Visuals Unlimited ; 19.7 : Courtesy Michael Graziano, University of Nebraska, Department of Biology ; 19.8 : © John Serrao/Visuals Unlimited ; 19.9 : © Alex Kerstitch/Visuals Unlimited ; 19.16a : © Nada Pecnik/Visuals Unlimted ; 19.16b : © Edward S. Ross ; 19.17 : © Nick Bergkessel/ Photo Researchers ; 19.18 © Dan Kline/Visuals Unlimited ; 19.19 : © ANT Photo Library/Photo Researchers ; 19.20a-c : © Dan Suzio/Photo Researchers ; 19.20d : Courtesy Mark Jennings, U.S. Fish and Wildlife Service ; Box fig 19.1 : Courtesy U.S. Fish and Wildlife Services, Charles H. Smith ; Box fig 19.2 : © Michael Fogden/ Animals Animals/Earth Scenes

## CHAPITRE 20

Page de titre : © IT Stock/PunchStock RF ; 20.1 : © Digital Vision/Getty RF ; 20.6 : © Valories Hoegson/Visuals Unlimited ; 20.7 : © Nathan Cohen/Visuals Unlimited ; 20.8 : © Joe McDonald/ Visuals Unlimited ; 20.9 : © Thomas Gula/Visuals Unlimited ; 20.10 : © John Cunningham/Visuals Unlimited ; 20.12 : © Stephen Dalton/Animals Animals/ Earth Scenes ; 20.13a : © Joe McDonald/ Visuals Unlimited ; 20.15 : © Zigmund Leszcynski/ Animals Animals Earth Scenes ; 20.16 : © Robert Hernes/Photo Researchers ; Box fig 20.1a Courtesy of Russ Gurley ; Box fig 20.1b : © David S. Lee/ Tortoise Reserved, Inc., Whitelake, NC ; Box fig 20.1c : Courtesy of Russ Gurley, turtle courtesy Dennis Whrig

## CHAPITRE 21

Page de titre : © Pursestock/PunchStock RF ; 21.1 : © Tim Hauf/Visuals Unlimited ; 21.3a : © John Cunningham/ Visuals Unlimited ; 21.3b : Neg. #k-set# #29.
Courtesy of Library Services, American Museum of Natural History ; 21.7e : © BigStockPhoto ; 21.8 : © Robert A. Lubeck/Animals Animals/ Earth Scenes ; 21.9a : © Vol. 46/Corbis RF ; 21.9b : © Kirtley-Perkins/Visuals Unlimited ; 21.9c : © Brian Parker/Tom Stack & Associates ; 21.11 : Courtesy Dr. Hans-Rainer Dunker ; 21.12 : © Vol. 6/ Corbis RF ; 21.15 : © John Cunningham/Visuals Unlimited ; 21.16a : © Karl Maslowski/Visuals Unlimited ; 21.16b : © John Cunningham/ Visuals Unlimited ; Box fig 21.1 : © C. C. Lockwood/ Animals Animals/ Earth Scenes

## CHAPITRE 22

Page de titre : © Getty RF ; 22.1 : © Vol. 6/Corbis RF ; 22.4a : © Tom McHugh/Photo Researchers ; 22.4b : © J. Alcock/Visuals Unlimited ; 22.4c : © Vol. 8/ Corbis RF ; 22.5a : © Walt Anderson/ Visuals Unlimited ; 22.5b : © William J. Weber/ Visuals Unlimited ; 22.6 : © Vol. 6/Corbis RF ; 22.11 : © Vol. 44/PhotoDisc/Getty RF ; 22.15a : © Dennis Schmidt/Valan Photos ; 22.16 : © Walt Anderson/ Visuals Unlimited ; Box Fig. 22.2 © Thomas Kitchen/Tom Stack & Associates ; 22.17a&b : © John Cunningham/ Visuals Unlimited ; 22.18a : © age fotostock/ SuperStock ; 22.18b : © Terry Whittaker/Photo Researchers ; 22.18c&d : © age fotostock/ SuperStock ; 22.21 : © John Reader ; 22.22 : © AAAC/Topham/The Image Works

## CHAPITRE 23

Page de titre : © IT Stock/PunchStock RF ; 23.10 : © Gary Robinson/Visuals Unlimited ; 23.11a : © Richard Walters/Visuals Unlimited ; 23.12b : © Dr. Richard Kessel and Dr. Randy Kardon/Visuals Unlimited

## CHAPITRE 24

Page de titre : © Corbis RF ; 24.17c : © Thomas Eisner, Cornell University ; 24.25 : © Milton Tierney/ Visuals Unlimited

## CHAPITRE 25

Page de titre : © Creatas/PunchStock RF ; 25.9 : Courtesy of Dr. Aaron Lerner, Yale University

## CHAPITRE 26

Page de titre : © Getty RF ; 26.3 a-e : Courtesy of Dr. Philip C. Withers ; 26.4a : © Stanley Fleger/Visuals Unlimited ; 26.4b-f : © John Cunningham/Visuals Unlimited ; 26.15 : © Victor Hutchinson/Visuals Unlimited

## CHAPITRE 27

Page de titre : © Brand X Pictures/PunchStock RF ; Box Fig. 27.1 : © Gunter Zeisler/Peter Arnold/Getty ; 27.6a : © R. Calentine/Visuals Unlimited ; 27.6b : © Daniel Gotshall/Visuals Unlimited ; 27.6c : © Dwight Kuhn ; 27.6d : © Science VU/Visuals Unlimited ; 27.10 : © Radius Images/Punch Stock RF ; 27.16c : © Visuals Unlimited

## CHAPITRE 28

Page de titre : © Rick & Nora Bowers/Alamy ; Fig 28.2 : © Joe McDonald/Visuals Unlimited ; Box Fig 28.1 : © M. J. O'Riain & J. Jarvis/Visuals Unlimited ; 28.5a : © G. Prance/Visuals Unlimited ; 28.6 : © Dan Kline/Visuals Unlimited ; 28.9 : © Cabisco/Visuals Unlimited

## CHAPITRE 29

Page de titre : © Brand X Pictures RF ; 29.1a : © Cabisco/ Visuals Unlimited ; 29.1b : © John Cunningham/ Visuals Unlimited ; 29.1c : © Science VU/Visuals Unlimited ; 29.1d : © John Cunningham/ Visuals Unlimited ; 29.1e : © Daniel Gotshall/ Visuals Unlimited ; 29.3 : © Jacana/Photo Researchers ; 29.5a : © John Serrao/Visuals Unlimited ; 29.5b : © A. Gurmankin/Visuals Unlimited ; 29.5c : © Karl Maslowski/Visuals Unlimited ; 29.5d : © SIU/ Visuals Unlimited ; 29.11 : © David M. Phillips/ Visuals Unlimited ; 29.15a : © Petit Format/Photo Researchers ; 29.15b : © Tsiaras/ Photo Researchers ; 29.15c : © Petit Format/ Photo Researchers ; 29.15d : © Science/ Visuals Unlimited ; 29.15e&f : © Science/ Visuals Unlimited ; 29.15g : © Cabisco/ Visuals Unlimited

# INDEX

## A

## B



## C

# D

# E

# F

## G

# H



# I

# N



# O

# P

# Q



# R

## S

# T

## U



## V

## W



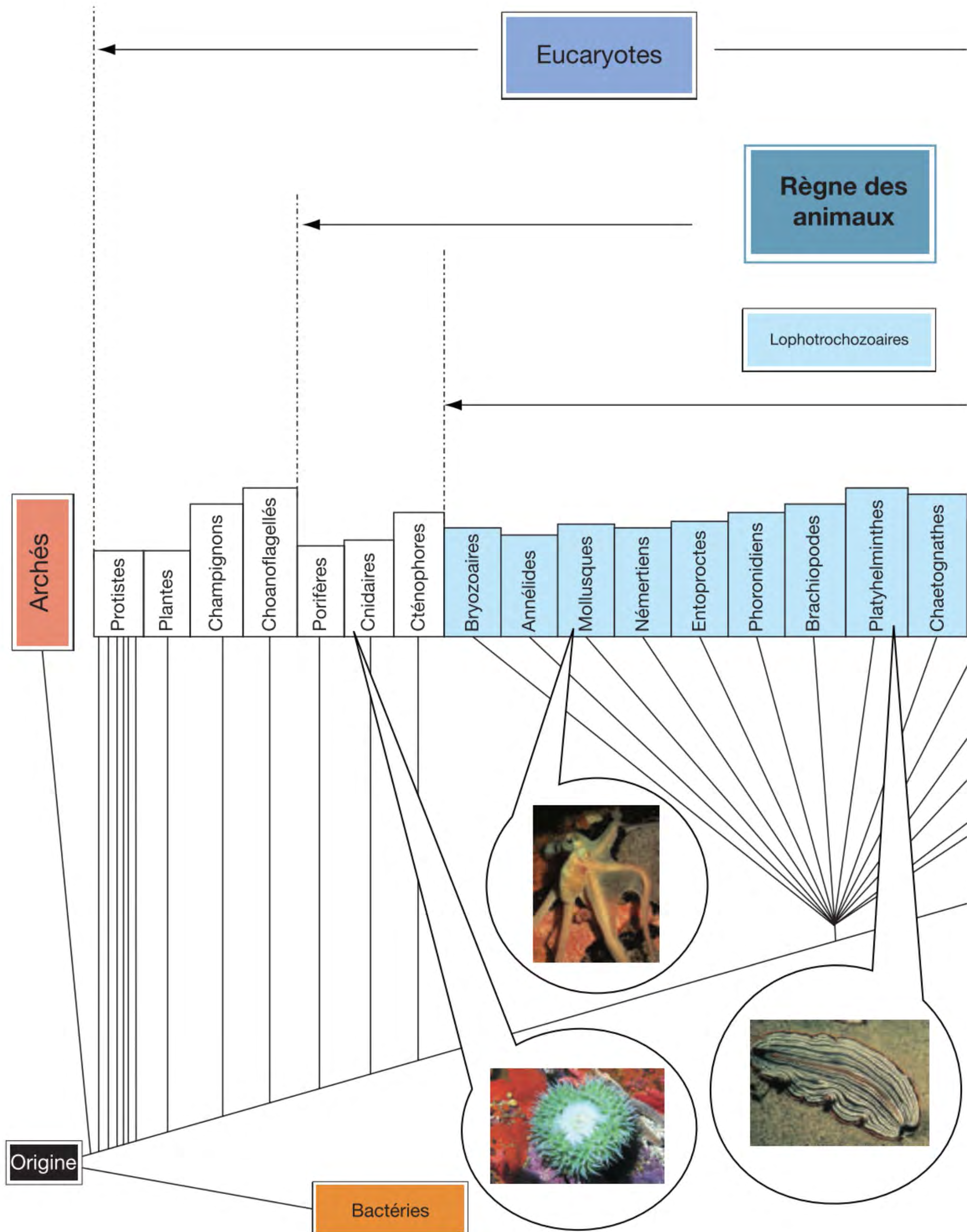
## X

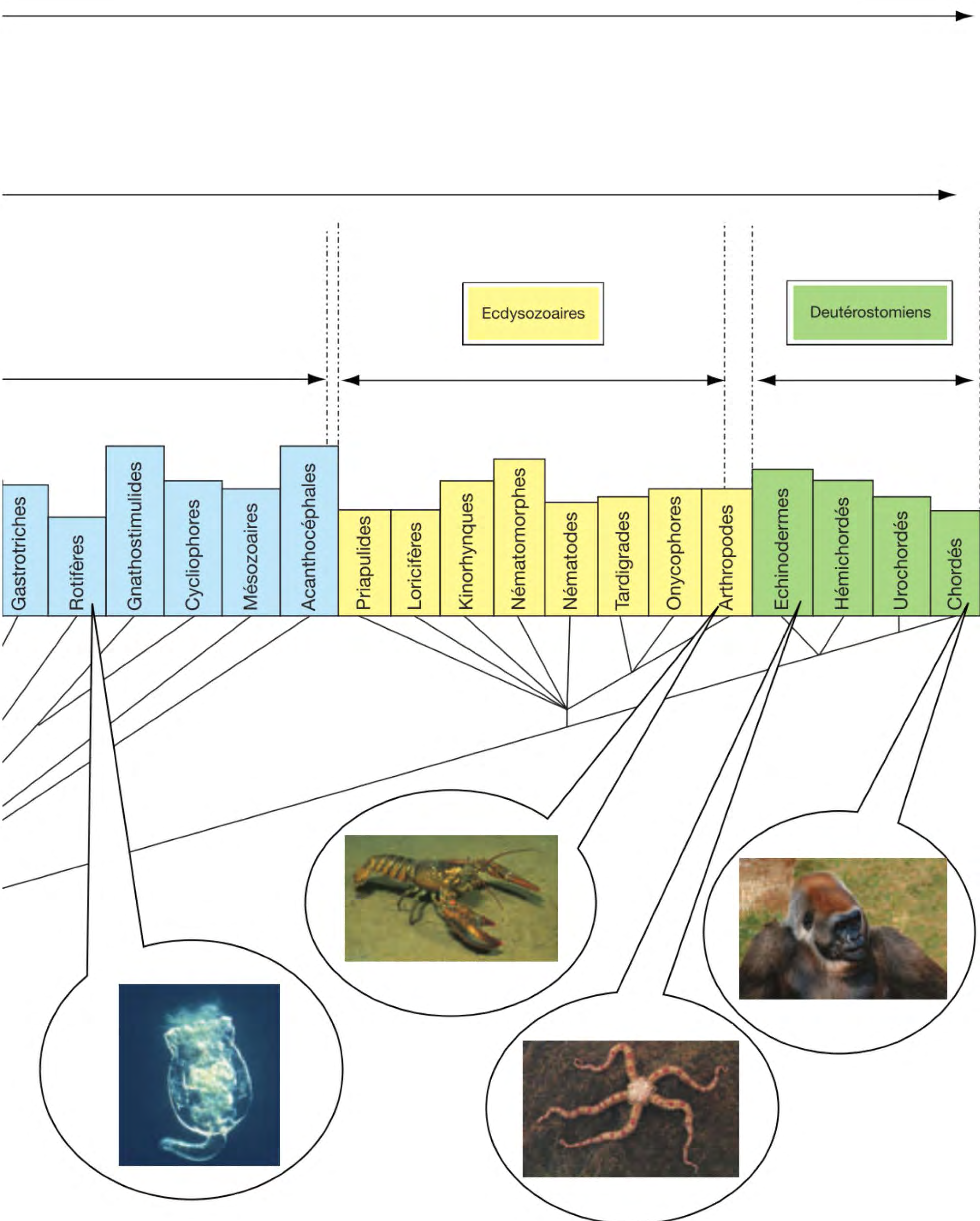


## Y



## Z


Eucaryotes
Règne des animaux
Lophotrochozoaires
Archés
Protistes
Plantes
Champignons
Choanoflagellés
Porifères
Cnidaires
Cténophores
Bryozoaires
Annélides
Mollusques
Némertiens
Entoproctes
Phoronidiens
Brachiopodes
Platyhelminthes
Chaetognathes
Origine
Bactéries



Ecdysozoaires
Deutérostomiens
Gastrotriches
Rotifères
Gnathostimulides
Cycliophores
Mésozoaires
Acanthocéphales
Priapulides
Loricifères
Kinorhynques
Nématomorphes
Nématodes
Tardigrades
Onycophores
Arthropodes
Echinodermes
Hémichordés
Urochordés
Chordés

## L'histoire de la Terre : ères géologiques, périodes et évènements biologiques majeurs *

| EON | ERE | PERIODE | AGE DU DEBUT DE LA PERIODE (MILLIONS D'ANNEES) | EVENEMENTS BIOLOGIQUES |
|---|---|---|---|---|
| PHANEROZOIQUE | CENOZOIQUE | Quaternaire | 1,6 | Les forêts subtropicales ont cédé la place à des forêts plus fraîches et à des zones de prairies. |
| | | Tertiaire | 66 | Les ordres actuels de mammifères sont en expansion. Les êtres humains évoluent dans les cinq derniers millions d'années. |
| | MESOZOIQUE | Crétacé | 144 | Les mers continentales et les marécages s'étendent. Extinction des oiseaux et reptiles anciens. |
| | | Jurassique | 208 | Climat chaud et stable. Grande diversité de reptiles. Les oiseaux font leur apparition. |
| | | Trias | 245 | Climat chaud. Déserts étendus. Les dinosaures remplacent les reptiles mammaliens. Apparition des premiers vrais mammifères. |
| | PALEOZOIQUE | Permien | 285 | Climat d'abord froid puis qui se réchauffe. Reptiles mammaliens communs. Grande extinction des amphibiens. |
| | | Carbonifère | 360 | Chaud et humide avec extension des marécages producteurs de charbon. Arthropodes et amphibiens communs. Apparition des premiers reptiles. |
| | | Dévonien | 408 | Terres émergées hautes et climat frais. Les bassins d'eau douce se développent. Poissons diversifiés. Les premiers amphibiens font leur apparition. |
| | | Silurien | 438 | Mers peu profondes étendues. Climat chaud. Premiers arthropodes terrestres. Premiers poissons à mâchoires (gnathostomes). |
| | | Ordovicien | 505 | Mers peu profondes étendues. Climat chaud. Beaucoup d'invertébrés marins. Poissons sans mâchoire (agnathes) répandus. |
| | | Cambrien | 570 | Mers peu profondes étendues et climat chaud. Trilobites et brachiopodes communs. Premiers vertébrés trouvés vers la fin du Cambrien. |
| PROTEROZOIQUE | | | 2 500 | Les organismes multicellulaires apparaissent et deviennent florissants. Beaucoup d'invertébrés. Les organismes eucaryotes font leur apparition (à 1 500 millions d'années). L'oxygène s'accumule dans l'atmosphère. |
| ARCHEEN | | | 4 600 | Apparition de la vie procaryote (3 500 millions d'années). Origine de la terre (4 600 millions d'années). |

* Les âges portés à gauche du tableau permettent de calculer la durée relative de chaque ère.

Miller | Harley

# Zoologie

## Une vision détaillée du règne animal

Dans cet ouvrage, les auteurs décrivent les différents aspects de la vie animale à tous les niveaux d'étude. La cellule, en tant qu'unité du vivant, en est le niveau de base. Les grandes lignes de son organisation ultrastructurale, de son activité et des modalités de sa reproduction sont tracées dans les premiers chapitres. Ce livre met l'accent sur les liens phylogénétiques entre les espèces de manière à inscrire le propos dans une perspective évolutive. La classification traditionnelle des animaux, souvent fondée sur leur ressemblance apparente, fait place à une approche phylogénétique qui se base sur la ressemblance par filiation, l'héritage à partir d'ancêtres communs. Une place est réservée, dans les derniers chapitres, à la physiologie.

Le règne animal est envisagé sous ses aspects morpho-anatomo-fonctionnels et évolutifs et replacé dans le contexte d'un écosystème fragilisé par l'action de l'homme.

## Des illustrations abondantes et diversifiées

Cet ouvrage est composé d'un ensemble d'illustrations et de schémas abondants, précis et divers. Ils sont expliqués de façon claire et concise. Cela constitue une plus-value incontestable pour l'ensemble du livre.

## Une approche écologique

La fragilisation des écosystèmes qu'entraînent l'activité et les besoins de l'homme met en péril de nombreuses espèces animales. Ce problème est largement évoqué, illustré par des exemples précis, dans des hors textes aux titres évocateurs « Alerte sur la vie sauvage ! ». Au-delà des connaissances scientifiques fondamentales qu'il apporte, cet ouvrage fait prendre conscience des conséquences désastreuses de certaines pratiques. Il lance des cris d'alarme tout en prenant acte de certains efforts accomplis. C'est aussi, sous une forme didactique et pacifique, un livre d'écologie engagée.

Traduction de l'édition américaine par Jean-Pierre Cornec

Formateur dans la préparation aux concours du CAPES et de l'Agrégation des Sciences de la vie, de la Terre et de l'Univers. Ancien enseignant, chercheur et maître de conférences.

- Un cladogramme ponctue chaque chapitre
- Des « aperçus évolutifs » apportent les arguments d'ordre moléculaire et génétique qui complètent les données purement structurales
- Une approche écologique nuancée et sensibilisante
- Des plans d'organisation des modèles adultes représentatifs des principaux phyla









Conception graphique : Primo&Primo®
illu : © crazybboy - Fotolia.com
Gecko by john melven from The Noun Project




ISBN :9782804188160

9 782804 188160

MILLER

www.deboeck.fr